

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.

THÈSE DE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PAR

Madame JANEX MARIE-CLAUDE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

SUJET DE LA THÈSE :

RECHERCHES SUR L'ONTOGÉNIE,
L'ORGANISATION ET LES ASQUES
DE QUELQUES PYRÉNOLICHENS

Soutenue le 17 mai 1971 devant la Commission d'examen.

MM. A. EICHHORN

Président.

M. CHADEFAUD

P. OZENDA

} *Examineurs.*

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.

THÈSE DE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

PAR

Madame JANEX MARIE-CLAUDE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

SUJET DE LA THÈSE :

RECHERCHES SUR L'ONTOGÉNIE,
L'ORGANISATION ET LES ASQUES
DE QUELQUES PYRÉNOLICHENS

Soutenue le 17 mai 1971 devant la Commission d'examen.

MM. A. EICHHORN

Président.

M. CHADEFAUD

P. OZENDA

} *Examineurs.*



Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens

par

M^{me} M. C. JANEX-FAVRE

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	428
INTRODUCTION	430
1. APERÇU HISTORIQUE	430
2. NOTIONS GÉNÉRALES SUR L'ONTOGÉNIE ET LA STRUCTURE DES PÉRITHÈCES ET LES ASQUES DES PYRÉNOLICHENS	433
A — Les éléments fertiles du périthèce	433
B — Les éléments stériles du périthèce	435
3. REMARQUES SYSTÉMATIQUES SUR LES ESPÈCES ÉTUDIÉES	440
4. MÉTHODES ET TECHNIQUES UTILISÉES	443
A — Ontogénie des périthèces	443
B — Etude des asques	443
CHAPITRE I. — LES PYRÉNOLICHENS A PSEUDO-PARAPHYSES ET A PRIMORDIUM PÉRITHÉCIAL ASCOSTROMATIQUE	
I. — POSITION SYSTÉMATIQUE DU GENRE <i>ARTHOPYRENIA</i>	445
II. — ETUDE DE L' <i>ARTHOPYRENIA FALLAX</i> (Nyl.) Arn.	445
1. Le développement des périthèces de l' <i>A. fallax</i>	446
Stade I : le primordium du périthèce	446

EXTRAIT DE LA REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

Tome XXXVII, Fasc. 3, pp. 421-650, 1970.

Sorti des presses en 1971.

Stade II : l'ébauche périthéciale et la différenciation du carpocentre	446
Stade III : la formation de la cavité périthéciale	446
Stade IV : l'extension de la cavité périthéciale	449
Stade V : la formation de la paroi latérale du périthèce	449
Stade VI : la différenciation de la couronne hyméniale	451
Stade VII : passage au stade adulte	451
2. Les filaments interascaux, les hyphes ascogènes, les asques et les ascospores de l' <i>A. fallax</i>	453
III. — ETUDE DE L' <i>ARTHOPYRENIA SUBMICANS</i> Arn.	455
1. Le développement des périthèces de l' <i>A. submicans</i>	455
Stades I et II : le primordium du périthèce et la différenciation du carpocentre	455
Stade III : l'apparition des pseudo-paraphyses	457
Stade IV : l'extension du carpocentre et la différenciation de l'appareil sporophytique	457
Stade V : le développement des flancs de la paroi périthéciale et la formation d'une couche basale ascogène	459
Stade VI : passage à l'état adulte	459
2. Les filaments interascaux, les hyphes ascogènes et les asques de l' <i>A. submicans</i>	459
IV. — ESSAI D'INTERPRÉTATION DES ASCOCARPES DE L' <i>ARTHOPYRENIA FALLAX</i> ET DE L' <i>ARTHOPYRENIA SUBMICANS</i> ET COMPARAISON AVEC CEUX D'AUTRES ASCOMYCÈTES	460
1. Essai d'interprétation	460
2. Comparaison avec les Microthyriacées	461
3. Conclusion	463
CHAPITRE II. — LES PYRÉNOLICHENS A PSEUDO-PARAPHYSES ET A PRIMORDIUM PÉRITHÉCIAL SEMI-ASCOSTROMATIQUE	
I. — ETUDE DU <i>VERRUCARIA CONTROVERSA</i> Mass.	464
1. Le développement des périthèces du <i>V. controversa</i>	464
Stade I : le primordium du périthèce	464
Stade II : l'ébauche périthéciale au début de son évolution ; le carpocentre	464
Stade III : l'extension de la partie fertile du carpocentre	468
Stade IV : la formation de la cavité périthéciale	468
Stade V : l'extension de la cavité périthéciale	471
Stade VI : la formation du sommet du col et de l'ostiole	473
Stade VII : le périthèce adulte	475
2. L'appareil sporophytique et les asques du <i>V. controversa</i>	475
3. Interprétation du périthèce du <i>V. controversa</i> et comparaisons.	478
A — Interprétation morphologique des périthèces du <i>V. controversa</i>	478
B — Comparaisons et discussion	479
1) La structure et le devenir du primordium	479

2) L'organisation générale du périthèce	479
3) La garniture périloculaire	480
4) L'appareil ostiolaire	481
5) La structure de l'appareil sous-hyménial	481
6) La croissance marginale de l'appareil sous-hyménial	482

II. — ETUDE DU *VERRUCARIA CONFLUENS* Mass. 483

1. Le développement des périthèces du <i>V. confluens</i>	483
Stade I : le primordium du périthèce	484
Stade II : l'ébauche périthéciale	484
Stade III : formation de la cavité périthéciale	487
Stade IV : formation de pseudo-paraphyses et d'une enveloppe thalline	488
Stade V : formation des premiers asques	490
Stade VI : le périthèce adulte	490
2. Les asques du <i>V. confluens</i>	493
3. Interprétation des périthèces du <i>V. confluens</i> et comparaisons.	496
A — Interprétation des périthèces	496
B — Comparaison avec le <i>V. controversa</i>	496
C — Comparaison avec d'autres Ascomycètes	498
1) Le primordium	498
2) Le carpocentre	499
3) Le manchon	500

III. — ETUDE DU *VERRUCARIA CAZZAE* Zahlbr. 500

1. Le développement des périthèces du <i>V. cazzae</i>	500
Stade I : le primordium	501
Stade II : l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre	501
Stade III : la différenciation de l'appareil ascogonial	501
Stade IV : formation de la pointe apicale du carpocentre .	505
Stade V : formation de la cavité périthéciale et de l'appareil sporophytique	505
Stade VI : extension de la cavité périthéciale et formation d'un plancher thallin	507
Stade VII : le passage au périthèce adulte	509
2. Les asques du <i>V. cazzae</i>	511
3. Essai d'interprétation des périthèces du <i>V. cazzae</i> et comparaisons	511
A — Essai d'interprétation	511
B — Comparaisons	513
1) Le primordium	513
2) Le carpocentre	513
3) L'appareil ostiolaire	514
4) La paroi périthéciale	514
a) comparaison avec la paroi périthéciale des <i>V. confluens</i> et <i>controversa</i>	514

b) remarques sur l'enveloppe carpocentrale ..	514
c) remarques sur l'enveloppe secondaire	515
IV. — CONCLUSIONS SUR LES <i>VERRUCARIA</i> ÉTUDIÉS	516

CHAPITRE III. — LES PYRÉNOLICHENS A PARAPHYSES VRAIES ET A PÉRITHÈCE TYPIQUE

I. — ETUDE DU <i>DERMATOCARPON MINIATUM</i> (L.) Mann	518
1. Le développement des périthèces du <i>D. miniatum</i>	518
Stade I : le primordium du périthèce	518
Stade II : l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre	521
Stade III : la formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire	523
Stade IV : la formation de la partie tectale de l'enveloppe secondaire	523
Stade V : formation de la cavité périthéciale et de la partie basale de l'enveloppe secondaire	525
Stade VI : formation du col du périthèce	527
Stade VII : passage au périthèce adulte	527
2. Les asques du <i>D. miniatum</i>	528
3. Comparaison de nos résultats avec les données des travaux antérieurs	529
4. Essai d'interprétation des périthèces du <i>D. miniatum</i> et comparaison avec d'autres ascocarpes	530
A — Essai d'interprétation des périthèces du <i>D. miniatum</i> .	530
1) Résumé de nos observations	530
2) Rappel de l'interprétation précédemment proposée	531
B — Comparaisons	531
1) Le carpocentre	531
2) La paroi périthéciale et l'appareil ostiolaire	532
II. — ETUDE DU <i>PYRENULA NITIDA</i> (Weig.) Ach.	536
1. Le développement des périthèces du <i>P. nitida</i>	537
Stade I : le primordium	537
Stade II : l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire	537
Stade III : extension du carpocentre et formation du faisceau épical	539
Stade IV : différenciation de la pointe apicale du carpocentre et du plancher de l'enveloppe primaire	539
Stade V : épaissement de la paroi périthéciale	543
Stade VI : cavité périthéciale, paraphyses, appareil ostiolaire et enveloppe secondaire	545
Stade VII : passage au stade adulte	547
2. Les asques et les ascospores du <i>P. nitida</i>	549
1) Les asques	549
2) Les ascospores	551
3. Essai d'interprétation des périthèces du <i>P. nitida</i> et comparaison avec d'autres ascocarpes	553

A — Essai d'interprétation des périthèces	553
B — Comparaisons	554
1) Le carpocentre	554
2) La paroi périthéciale	555
3) L'appareil ostiolaire	556
III. — ETUDE D'UN <i>PORINA</i>	557
1. Le développement des périthèces du <i>Porina</i>	557
Stade I : le primordium	557
Stade II : l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire	559
Stade III : formation du faisceau tectal	559
Stade IV : accroissement du carpocentre, avec formation d'une pointe apicale	561
Stade V : formation d'une enveloppe secondaire	563
Stade VI : formation des paraphyses et de la cavité périthéciale	563
Stade VII : passage au stade adulte	565
2. Les asques et les ascospores du <i>Porina</i>	567
1) Les asques	567
2) Les ascospores	571
3. Essai d'interprétation des périthèces du <i>Porina</i> et comparaisons avec d'autres ascocarpes	573
A — Essai d'interprétation des périthèces	573
B — Comparaisons	573
1) La forme du primordium et de l'ébauche	573
2) Le carpocentre	574
3) La paroi périthéciale	574
a) comparaison des parois périthéciales du <i>Porina</i> et du <i>Pyrenula nitida</i>	574
b) remarques sur l'enveloppe secondaire du <i>Porina</i>	575
4) L'appareil ostiolaire	576
4. Conclusions	576

CHAPITRE IV. — LES PYRÉNOLICHENS A PÉRITHÈCES OSTIOLÉS, MAIS CEPENDANT DÉPOURVUS D'APPAREIL OSTIOLAIRE

I. — ETUDE DE L' <i>ARTHOPYRENIA CONOIDEA</i> (Fr.) Zahlbr. ...	578
1. Le développement des périthèces de l' <i>A. conoidea</i>	578
Stade I : le primordium périthécial	578
Stade II : formation d'une enveloppe thalline autour du primordium	578
Stade III : l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre ; formation de l'enveloppe secondaire	579
Stade IV : formation des premières paraphyses et du plancher de l'enveloppe secondaire	581
Stade V : croissance et multiplication des paraphyses, développement des premières hyphes ascogènes	583

Stade VI : accroissement du périthèce, formation des asques et de l'ostiole	584
Stade VII : passage au périthèce adulte	585
2. Les asques et les ascospores de l' <i>A. conoidea</i>	587
1) Les asques	587
2) Les ascospores	589
3. Essai d'interprétation des périthèces de l' <i>A. conoidea</i> et comparaisons avec d'autres ascocarpes	589
A — Essai d'interprétation des périthèces	589
B — Comparaisons avec d'autres ascocarpes	590
1) Le primordium	590
2) Le carpocentre	591
3) L'enveloppe secondaire	591
4) L'enveloppe thalline	593
II. — ETUDE DE L' <i>ARTHOPYRENIA SUBLITORALIS</i> (Leight.) Arr	594
1. Le développement des périthèces de l' <i>A. sublitoralis</i>	595
Stade I : le primordium périthécial	595
Stade II : différenciation du carpocentre	595
Stade III : formation de l'appareil ascogonial et d'un capuchon apical	595
Stade IV : apparition des trichogynes et début de différenciation du capuchon apical	597
Stade V : régression de l'appareil ascogonial et suite de la différenciation du capuchon apical	599
Stade VI : évolution du carpocentre, formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire et développement de l'appareil sporophytique	599
Stade VII : extension de l'appareil paraphysoïde, formation de l'ostiole	601
Stade VIII : passage à l'état adulte	601
2. Les asques et les ascospores de l' <i>A. sublitoralis</i>	603
1) Les asques	603
2) Les ascospores	605
3. Essai d'interprétation des périthèces de l' <i>A. sublitoralis</i> et comparaisons avec d'autres ascocarpes	605
A — Essai d'interprétation	605
B — Comparaisons	606
1) Le primordium	606
2) Le carpocentre	606
3) La paroi périthéciale	607

CHAPITRE V. — RÉSULTATS DES TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR L'ONTOGÉNIE DES PÉRITHÈCES DES PYRÉNOLICHENS ET LA STRUCTURE DE LEURS ASQUES

I. — DONNÉES ONTOGÉNIQUES	610
1. Remarques générales	610

2. L'ontogénie des périthèces du <i>Protobagliettoa parmigera</i> Serv.	611
3. L'ontogénie des périthèces du <i>Verrucaria dufourii</i> DC.	613
4. L'ontogénie des périthèces du <i>Staurothele meylanii</i> B. de Lesd.	614
5. L'ontogénie des périthèces du <i>Thelidium immersum</i> Mudd ..	614
6. L'ontogénie des périthèces de l' <i>Amphoridium calcisedum</i> Serv.	615
II. — DONNÉES SUR LES ASQUES	616

CHAPITRE VI. — RÉCAPITULATION DES DONNÉES ACQUISES SUR LES ASCOSCARPES ET LES ASQUES DES PYRÉNOLICHENS, ET CONCLUSIONS PARTIELLES

A — Le primordium et la différenciation du carpocentre.	617
B — L'évolution du carpocentre	618
1) Cas des espèces à carpocentre paraplectenchymateux	618
2) Cas des espèces à carpocentre plexiforme	619
a) évolution fondamentale	619
b) modalités observées	619
c) remarques d'ordre phylogénétique	621
C — La paroi périthéciale	624
1) L'enveloppe primaire	624
2) L'enveloppe secondaire	624
a) mode de développement	625
b) origine	627
c) comparaison avec les formations pariétales secondaires des autres Ascomycètes	627
3) L'enveloppe thalline	629
4) L'enveloppe carpocentrale	630
5) Conclusion et remarques d'ordre phylogénétique.	630
D — L'appareil ostiolaire	632
E — Les asques	633

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A — Morphologie de l'ascocarpe	636
1) L'ascocarpe périthécioïde des Clavicipitales	636
2) L'ascocarpe périthécioïde des Ostropales	637
3) L'ascocarpe périthécioïde des <i>Lichina</i>	637
4) L'ascocarpe périthécioïde des <i>Pertusaria</i>	638
5) L'ascocarpe périthécioïde de quelques Pyrénolichens	638
6) Conclusions	639
B — Les types de développement des Pyrénolichens	639

BIBLIOGRAPHIE	646
---------------------	-----

AVANT-PROPOS

Le présent Mémoire rassemble les principaux résultats des recherches que nous avons effectuées au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, sous la direction de M. le Professeur M. CHADEFAUD.

Avant d'exposer ces résultats, nous avons plaisir à remercier tous ceux qui se sont intéressés à notre travail, nous ont aidée et encouragée au cours de ces années de recherches.

Notre gratitude la plus vive s'adresse tout d'abord à M. le Professeur M. CHADEFAUD. Après nous avoir permis de préparer, sous sa direction, un Diplôme d'Etudes Supérieures, consacré à l'étude de l'ontogénie des ascocarpes et des asques de Lichens du genre *Graphis*, il nous a offert de poursuivre dans son Laboratoire, dans le cadre des travaux qu'il y dirige sur les Ascomycètes, des recherches analogues sur les Pyrénolichens, nous témoignant ainsi une confiance dont nous lui sommes reconnaissante. Dans ce but, il nous a engagée à entrer au Centre National de la Recherche Scientifique, comme stagiaire de recherche, puis nous a offert un poste d'Assistant, qui correspondait mieux à nos souhaits. Depuis, il nous a constamment encouragée et guidée avec patience et bienveillance ; il nous a toujours fait bénéficier de sa connaissance exceptionnelle de la Cryptogamie, nous a aidée à préciser certaines observations délicates, à les mieux comprendre et à en dégager des conclusions. Enfin, il a bien voulu revoir notre texte avec une minutie particulièrement attentive et nous a utilement conseillée pour sa mise en forme définitive.

Nous exprimons également notre gratitude à M. le Professeur A. EICHHORN, qui nous a toujours reçue avec sympathie et a bien voulu nous faire l'honneur de présider notre Jury de Thèse.

Notre gratitude s'adresse aussi à M. le Professeur P. OZENDA qui, après nous avoir parrainée lors de notre stage au Centre National de la Recherche Scientifique, a toujours manifesté de l'intérêt pour nos travaux et nous a fait l'honneur de participer à notre Jury de Thèse.

Il nous est également agréable de remercier très amicalement nos collègues du Laboratoire pour leur amitié et leur aide toujours offerte : Mme M.A. LETROUIT-GALINOU qui, en nous guidant, lors de la préparation de notre Diplôme d'Etudes Supérieures, a affermi notre goût de la recherche et nous a toujours fait bénéficier par la suite de son expérience, Mme A. PARGUEY-LEDUC qui, à la fois comme Myco-

logue et comme gestionnaire du Laboratoire, a sans cesse cherché à faciliter notre travail, d'enseignement comme de recherche, de même que Mlle F. DURAND, avec qui nous avons toujours eu plaisir à travailler. Nous remercions également M. A. BELLEMÈRE, dont nous avons largement utilisé les travaux.

Nous tenons aussi à remercier vivement les techniciennes du Laboratoire pour leur dévouement toujours aimable et compétent : Mme G. MAITRE, Mme N. JAMPSIN et Mlle C. DURAND, ainsi que M. P. LARUE, pour son empressement à nous rendre divers services.

Nous exprimons enfin notre reconnaissance à tous ceux qui nous ont aidée en nous procurant le matériel de nos études, et particulièrement MM. G. CLAUZADE, L. FAUREL et Y. RONDON.

INTRODUCTION

Les *Pyrénolichens* sont des *Ascolichens* qui ont pour ascocarpes des *périthèces*, et dont le constituant fungique est donc un *Pyrénomycète*.

Notre travail est consacré à l'étude du *développement et de la structure* de quelques-uns de ces *ascocarpes* et de leurs *asques*. Il est une participation aux recherches dirigées par M. le Professeur CHADEFAUD, depuis 1958, dans le but de préciser nos conceptions sur l'ontogénie, l'anatomie et l'évolution des ascocarpes des Ascomycètes, tant lichénisants que non lichénisants. Nous considérons en effet que les Lichens sont essentiellement des Champignons, remarquables par leur mode de vie symbiotique, et que leur étude peut constituer un apport à la Mycologie.

Toutefois notre attention s'est portée surtout sur l'anatomie descriptive des éléments stériles des fructifications ; l'étude de leurs éléments fertiles a été très sommaire et les observations d'ordre cytologique très limitées.

Ainsi le manque de précision de certaines observations, auquel s'ajoute le faible nombre d'espèces étudiées, font que ce travail n'est qu'une prospection dans le domaine de l'ontogénie comparée des périthèces des *Pyrénolichens* et que nous ne pouvons dégager de nos observations que quelques idées, à titre d'hypothèses, au lieu des conclusions claires et bien fondées qu'on pourrait souhaiter.

Dans notre Mémoire, nous rapporterons d'abord le résultat de nos *recherches personnelles sur l'ontogénie des périthèces et sur les asques de quelques Pyrénolichens*. Ensuite, nous récapitulerons et discuterons ces résultats pour aboutir à des *conclusions*.

Auparavant nous donnerons un rapide aperçu historique des travaux antérieurs effectués sur les *Pyrénolichens* dans les domaines qui nous intéressent ici, puis des notions générales découlant de nos observations sur le développement et la structure de leurs périthèces et de leurs asques, enfin des indications sur les méthodes et les techniques utilisées.

1. APERÇU HISTORIQUE

Travaux antérieurs sur la systématique des Pyrénolichens, l'ontogénie de leurs périthèces et la structure de leurs asques.

Basée sur la *structure des fructifications*, la distinction entre *Pyrénolichens* (= Lichens pyrénocarpes) et *Discolichens* (= Lichens gymnocarpes) a paru fondamentale dans la systématique des Lichens quand on eut reconnu la nature véritable de ces végétaux (SCHWEN-

DENER, 1867), puis la parenté de leur constituant fungique avec les Ascomycètes.

À la suite de VAINIO (1890), tous les Lichénologues ont, dans leurs essais de classification, accordé la priorité à cette distinction, à l'exception de HUE (1901) et HARMAND (1905), qui établissent une coupure préalable basée sur la nature gélatineuse ou non gélatineuse du thalle.

À l'intérieur des Pyrénolichens, ZAHLBRUCKNER (1907) distingue deux groupes majeurs constituant, selon lui, des séries évolutives, et en outre plusieurs groupes mineurs. Les deux séries évolutives principales se distinguent l'une de l'autre par la nature des gonidies, qui sont soit des Palmellacées, soit des *Chroolepus*. Les groupes mineurs n'appartiennent pas à ces séries.

Parmi les espèces à Palmellacées, l'évolution aurait conduit des Verrucariacées, à thalle crustacé, aux Dermatocarpacées, à thalle foliacé, puis aux Pyrénothamnacées, à thalle fruticuleux.

Chez les espèces à *Chroolepus*, elle serait partie des Phylloporinacées, à thalle crustacé, et aurait conduit à plusieurs groupes parallèles, différant par la disposition des périthèces, qui sont soit dressés verticalement, soit obliques ou presque horizontaux. De plus :

- les périthèces dressés sont simples chez les Pyrénulacées, réunis dans des stromas chez les Trypéthéliacées ;

- les périthèces obliques ou horizontaux sont, de même, simples chez les Parathéliacées, réunis dans des stromas chez les Astrothéliacées.

Les groupes mineurs sont les Strigulacées, les Epigloeacées et Moriolacées (dont l'appartenance aux Lichens est douteuse), les Pyrénidiacées et les Mycoporacées.

Le système de ZAHLBRUCKNER a fait l'objet de nombreuses critiques. Les familles définies ont été diversement remaniées, notamment par SMITH (1921), WATSON (1929), FINK (1915 et 1935), SERVIT (1954).

Divers auteurs ont tenté d'établir un système de classification plus satisfaisant, parce que plus naturel, en rattachant les Ascolichens aux Ascomycètes non lichénisants. Pour eux, en effet, les Lichens sont des Champignons adaptés à la vie symbiotique ; ils doivent donc être classés selon les mêmes critères que les espèces non lichénisantes, donc en ne tenant compte que secondairement de leur constituant algal.

Ainsi BESSEY (1907), CLEMENTS (1909), FINK (1915 et 1935), puis CLEMENTS et SHEAR (1931) rapprochent les Pyrénolichens des Sphaeriales.

Plus tard, à la suite des travaux de NANNFELDT (1932), introduisant pour l'ensemble des Ascomycètes la distinction entre *Ascoloculaires* et *Ascohyméniaux*, SANTESSON (1952) a proposé une classification basée sur les mêmes principes. Il a ainsi distingué, parmi les espèces foliicoles qu'il a étudiées, des *Pyrénolichens ascoloculaires* : les Arthopyréniaacées, à rattacher aux Champignons libres de la famille des Pléosporacées, et des *Pyrénolichens ascohyméniaux* : les Pyrénulacées et les Strigulacées, à rattacher aux Sphaeriales.

S'inspirant de ces derniers, HALE (1961) divise la totalité des Pyrénolichens en 2 ensembles :

- les Arthopyréniacées et les Mycoporacées, qui sont des Ascoloculaires de l'ordre des Pléosporales ;

- les Porinacées, les Pyrénulacées et les Verrucariacées, qui sont des Ascohyméniaux de l'ordre des Sphaeriales.

Plus récemment CHADEFAUD (1960), tenant compte de la *structure de l'asque et de son appareil apical*, distingue :

- des *Pyrénolichens dothidéens*, à asques du type *nassascé*, les uns à pseudo-paraphyses, donc ascoloculaires : les Arthopyréniales, les autres à paraphyses vraies, donc probablement ascohyméniales : les Verrucariales ;

- des *Pyrénolichens sphaeriacéens*, à asques du type *annellascé* : les *Trypéthéliales*.

Enfin VEZDA (1968), en comparant les constituants de l'hyménium dans les périthèces de nombreuses espèces de Pyrénolichens, en propose une classification, selon lui provisoire, car les données précises manquent, basée sur les caractères de la *paroi des asques*, de leur *appareil apical*, des *paraphysoides*, des *périphyes* et des *spores*. Ainsi les Pyrénolichens lui paraissent avoir, pour la plupart, des asques bituniqués, nassascés ou annellascés, et des paraphysoides anastomosés. Seules les Porinacées et quelques espèces isolées ont des asques unituniqués, sans appareil apical, et de vraies paraphyses ; elles ne doivent pas avoir de relations de proche parenté avec les autres Pyrénolichens ; leurs paraphyses ne sont sans doute pas homologues aux paraphysoides de ceux-ci.

Pour leur part, OZENDA et CLAUZADE, dans leur très récent ouvrage intitulé « Les Lichens, étude biologique et flore illustrée » (1970) constatent que l'accord n'est pas réalisé entre les auteurs les plus récents sur les modifications à apporter au système de ZAHLBRUCKNER. En conséquence, ils conservent celui-ci, mais essentiellement pour des raisons pratiques, et en signalant les principales modifications proposées.

De tout ce qui précède, il se dégage que l'importance accordée, dans un but systématique, à la structure de détail des périthèces et des asques, chez les Pyrénolichens, est croissante. En dépit de cela, le *développement* des périthèces a été peu étudié. Dans ce domaine, les travaux ont eu trait surtout à l'évolution des éléments fertiles de l'ascocarpe et au problème de la sexualité : ce sont ceux de FUISTING (1868) sur un *Pyrenula*, de BAUR (1901) sur un *Pyrenula* et un *Dermatocarpon*, de MOREAU (1932) sur plusieurs *Dermatocarpon* et de STEVENS (1941) sur le *Dermatocarpon miniatum*. Mais ces auteurs ont presque complètement négligé les éléments stériles des périthèces. Pour ceux-ci, le travail le plus important a été celui de DOPPELBAUR sur cinq Verrucariacées endolithiques (1959) et sur le *Dermatocarpon miniatum* (1960) ; nous lui emprunterons un certain nombre de données. D'autres travaux, plus anciens et limités chacun à une espèce, seront évoqués dans les discussions faisant suite à l'exposé de nos observations.

En ce qui concerne les asques, enfin, quelques espèces ont été étudiées par MAGNE (1946), GALINOU (1956), CHADEFAUD (1960), RICHARDSON et MORGAN-JONES (1964), MORGAN-JONES et SWINSCOW (1965), SWINSCOW (1966) et VEZDA (1968).

2. NOTIONS GÉNÉRALES SUR L'ONTOGÉNIE ET LA STRUCTURE DES PÉRITHÈCES ET SUR LES ASQUES DES PYRÉNOLICHENS.

Pour décrire le développement et la structure des périthèces et les asques des Pyrénolichens, nous utiliserons des notions et une terminologie empruntées essentiellement à CHADEFAUD (1960, 1965), PARGUEY-LEDUC (1966-67), LETROUT-GALINOU (1966), BELLEMÈRE (1967). Nous en exposerons maintenant l'essentiel, sous forme de définitions.

A - LES ÉLÉMENTS FERTILES DU PÉRITHÈCE

1) *L'appareil sporophytique*

L'appareil sporophytique dérive d'un *appareil ascogonial*, composé d'un ou plusieurs filaments ascogoniaux (= archicarpes), dont la partie essentielle est constituée par des *ascogones*, en principe surmontés chacun d'un *trichogyne*.

La formation de l'*appareil sporophytique* proprement dit à partir de l'appareil ascogonial exige peut-être, chez certains Lichens, la fécondation de celui-ci par des spermates (STAHL, 1877 ; BAUR, 1898 ; BACHMANN, 1912), mais dans l'état actuel de nos connaissances, il semble qu'elle se fasse généralement sans fécondation des ascogones et donc qu'il y ait apogamie. Mais cette formation n'est connue dans le détail que chez quelques espèces, qui se rattachent d'ailleurs toutes aux Discolichens. A ce sujet nous n'apportons aucune indication précise ; comme nous l'avons dit au début, notre étude des éléments fertiles des périthèces a été en effet très sommaire. Nous utiliserons donc le terme d'*appareil sporophytique* pour désigner les éléments fertiles intermédiaires entre l'appareil ascogonial, au stade où il est morphologiquement bien reconnaissable, et les asques, sans chercher à y distinguer les phases pro-sporophytique et asco-sporophytique admises par CHADEFAUD (1953 et 1960). Cet usage pourra être impropre dans la mesure où les plus jeunes stades reconnus de l'appareil sporophytique correspondraient en réalité à des formations encore asconiales.

La dernière phase de l'appareil sporophytique, que CHADEFAUD nomme l'asco-sporophyte, est constituée par les *hyphes ascogènes*, qui produisent les *asques*. Ceux-ci, mélangés ou non de filaments interascaux, forment l'*hyménium*. Quelques observations ont été faites au sujet de ces hyphes : elles sont en principe garnies d'anses latérales, donc dicaryotiques, et formées de dangeardies à anse nées les unes des autres. Mais nous n'avons pas observé avec certitude le nombre des noyaux dans leurs cellules.

2) Les asques

La terminologie utilisée à propos des asques est celle définie par CHADEFAUD (depuis 1942) ; on peut la préciser à l'aide des données suivantes, relatives à leur paroi et à leur appareil apical.

a) La paroi des asques

A la suite de LUTTRELL (1951), CHADEFAUD distingue des asques bituniqués et des asques unituniqués.

Les asques *bituniqués* sont pourvus de deux parois (= tuniques) séparées ou facilement séparables : l'*exoascus*, externe, et l'*endoascus*, interne. En outre leur déhiscence s'effectue par le mécanisme du « Jack-in-box » : l'*exoascus* se rompt au sommet, ou circulairement, à distance de celui-ci ; l'*endoascus* et son contenu s'allongent et en surgissent, puis les ascospores en sortent.

Les asques *unituniqués* ont apparemment une seule paroi, parce que l'*endoascus* est intimement soudé à l'*exoascus* (il peut aussi peut-être faire défaut). Ils sont, par suite, incapables du « Jack-in-box ».

Selon CHADEFAUD (1969), la paroi de l'asque comporte en outre une *couche interne*, ou *film interne*, qui n'avait pas été nettement reconnue auparavant et qui dérive peut-être du plasmalemme. Cette couche interne est bien distincte chez le *Xanthoria parietina* mais elle est le plus souvent réduite à un film chitinoïde, ou indistincte.

Ainsi composée, la paroi des asques peut être interprétée par comparaison avec celle des Algues filamenteuses ; elle comporterait une *vagina* (= l'*exoascus*), une *locula* (= la couche interne du *Xanthoria* ou le film chitinoïde de diverses autres espèces) et entre les deux une *cupule épiloculaire*, plus ou moins développée vers la base de l'asque et formant le dôme apical et le reste de l'*endoascus*.

b) L'appareil apical des asques

L'appareil apical est une différenciation des parois du sommet de l'asque. Il comprend divers éléments, essentiellement : 1. un *dôme apical*, qui double intérieurement le sommet de l'*endoascus*, ou le remplace ; il est creusé d'une *chambre oculaire*, pourvue vers le bas d'un orifice, autour duquel peut se développer un *pendentif* ; 2. un *anneau apical*, ou un système d'anneaux superposés, différenciés autour de la chambre oculaire du dôme, ou de son pendentif, ou à la fois des deux ; 3. une *nasse apicale*, formée de bâtonnets longitudinaux réunis au sommet, et parfois bifurqués et anastomosés vers le bas ; ils sont différenciés dans la couche périphérique de l'épiplasme, ou du moins solidaires de celle-ci, et situés dans la chambre oculaire et le sommet de l'asque.

On distingue trois types d'appareil apical (Fig. 1) :

1. — le type *nassascé* (A et B) : l'appareil apical comporte une *nasse apicale* (n), mais il est dépourvu d'anneau. Les asques de ce type sont, en outre, probablement tous *bituniqués* ;

2. — le type *annellascé* (C) : l'appareil apical ne contient pas de nasse, mais il possède en principe un *anneau apical* (an) souvent

complexe. Les asques de ce type sont, selon les espèces, *bituniqués* ou *unituniqués* (en C) ;

3. — le type *archéascé* (D) décrit par GALINOU et CHADEFAUD (1953) : une *nasse* (n) et un *anneau* (an) coexistent dans l'appareil apical ; la paroi est *bituniquée*, mais néanmoins incapable du « Jack-in-box » ; sa déhiscence résulte de la formation d'une fente méridienne au sommet de l'exoascus (= *déhiscence bivalve*).

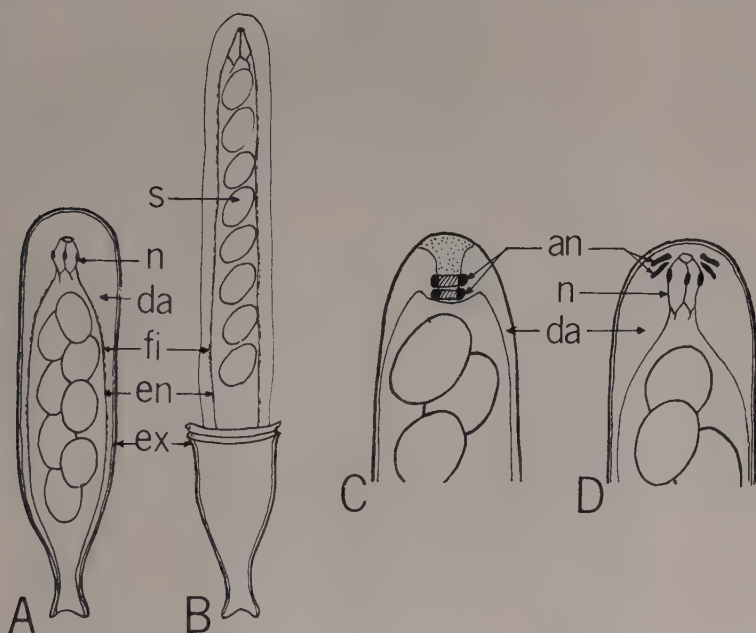


FIGURE 1. — Schémas d'asques (d'après CHADEFAUD).

A : type bituniqué-nassacé, et B : déhiscence par « Jack-in-box ».

C : type unituniqué-annellascé.

D : type bituniqué-archéascé.

an : anneau apical ; da : dôme apical ; en : endoascus ; ex : exoascus ; fi : film interne de la paroi ; n : nasse apicale ; s : ascospore.

Ces trois types semblent avoir été précédés, au cours de l'évolution, par des types *pré-archéascés*, sans appareil apical ou à appareil apical réduit au dôme apical, souvent sans chambre oculaire et sans nasse ni anneau.

B - LES ÉLÉMENTS STÉRILES DU PÉRITHÈCE

1) Le *primordium*

Le développement des périthèces débute par la formation d'un *primordium*.

Celui-ci est caractérisé par une *texture homogène* de ses éléments

stériles ; il peut, ou non, contenir déjà des éléments fertiles différenciés, c'est-à-dire un appareil ascogonial.

Chez toutes les espèces étudiées, le primordium se forme directement *dans le thalle végétatif*, à partir d'hyphes fungiques de la zone gonidiale. Par rapport au thalle dans lequel il se forme, il est plus ou moins différencié. Nous en distinguerons deux types :

1. — le *type ascostromatique* : le primordium est très différencié, paraplectenchymateux ; il a ainsi les caractères d'un ascostroma, comparable à celui des Discomycètes discostromiens (cf. CHADEFAUD, 1960 et BELLEMÈRE, 1967) ;

2. — le *type semi-ascostromatique* : le primordium est moins différencié et prosoplectenchymateux, à la façon de celui des Lécanorales (cf. LETROUT-GALINOU, 1966). Il peut, d'autre part, être entouré par une formation thalline, légèrement différenciée, mais peu distincte du reste du thalle par sa structure, destinée à s'incorporer ensuite au périthèce. Toutefois cette formation n'existe pas toujours.

2) *Le carpocentre*

Dans le primordium se différencie un *carpocentre*, qui en est la partie principale. Il devient alors une *ébauche périthéciale*. Le carpocentre est constitué par un massif para- ou prosoplectenchymateux, dans lequel est inclus ou se forme l'appareil ascogonial et dont dérivent ensuite les parties centrales de l'ascocarpe.

Il se différencie, soit au centre du primordium, soit à partir de sa base. Le reste du primordium donne une enveloppe, qui est une enveloppe *ascostromatique*, quand le primordium se rattache à ce type, une enveloppe *primaire*, quand le primordium est semi-ascostromatique. Cette enveloppe est complète si le carpocentre est central, réduite à sa partie apicale (= tectale) s'il est basal.

Le carpocentre peut aussi être formé par la totalité du primordium. Ce cas a été rencontré pour des primordiums semi-ascostromatiques. L'enveloppe primaire fait alors défaut.

3) *La cavité périthéciale et son contenu*

Des éléments stériles du carpocentre dérivent, au cours du développement ultérieur de la jeune fructification, plusieurs formations qui sont logées dans la *cavité périthéciale*.

Cette cavité apparaît dans le carpocentre, différemment selon les espèces, et en fonction de modifications, elles-mêmes diverses, de celui-ci.

Dans la cavité périthéciale (*v*), nous pourrions trouver (Fig. 2) :

1. — un *appareil sous-hyménial* (*bc*), souvent en forme de ménisque (= *ménisque sous-hyménial*), dérivé de la partie basale du carpocentre. Il constitue le *plancher* de la cavité périthéciale. Il peut se transformer en un complexe *paraphysogène*, producteur de *paraphyses primaires* (*p*), qui sont des *paraphyses vraies*, c'est-à-dire des filaments interascaux à développement ascendant, s'allongeant entre les jeunes asques ;

2. — un *appareil sus-hyménial* (*tc*), en forme de cône ou de cloche (= *cône ou cloche sus-hyméniale*), dérivé de la partie supé-

rière du carpocentre. Il constitue le *plafond* de la cavité périthéciale. Il peut produire à l'intérieur de celle-ci des filaments descendants, les *pseudo-paraphyses* (*q*). Quand leur développement est complet, ces dernières se fixent dans le fond de la cavité, se détachent de son plafond et deviennent des filaments interascaux. Dans le cas contraire, elles garnissent seulement la partie supérieure de la cavité ;

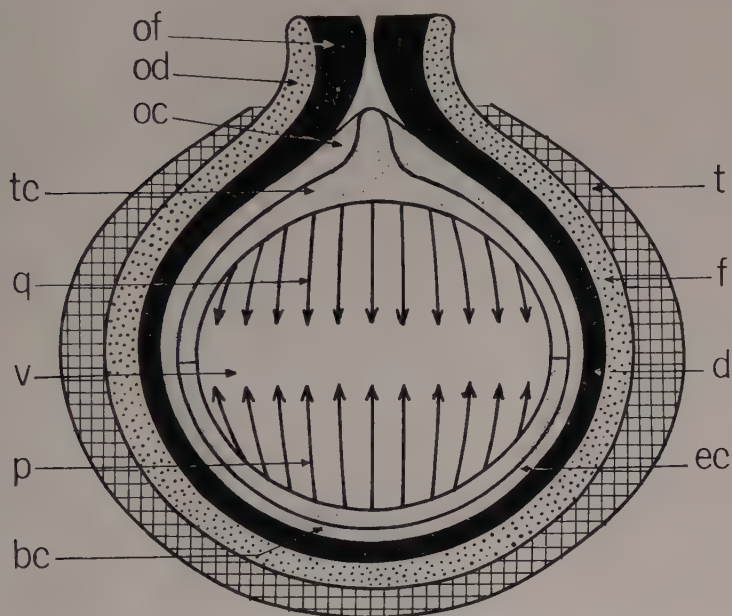


FIGURE 2. — Schéma synthétique d'un périthèce de Pyrénolichen.

Éléments contenus dans la cavité périthéciale (*v*) : paraphyses (*p*) portées par l'appareil sous-hyménial (*bc*) et pseudo-paraphyses (*q*) portées par l'appareil sus-hyménial (*tc*). Asques non figurés.

Éléments de la paroi, supposée complète : enveloppe carpocentrale (*ec*), enveloppe secondaire (*d*), enveloppe primaire (*f*), enveloppe thalline (*t*).

Éléments de l'appareil ostiolaire : formations externe (*of*), intermédiaire (*od*) et interne (*oc*).

3. — un *appareil paraphysoïde*, dérivé de la partie supérieure du carpocentre et de sa partie moyenne, ou de celle-ci seulement. Ses hyphes se disposent plus ou moins verticalement et constituent des *filaments paraphysoïdes*, c'est-à-dire des filaments interascaux qui, lors de leur formation, sont attachés à la fois au plafond de la cavité et à son plancher. Ces filaments sont souvent destinés à disparaître au cours du développement de l'ascocarpe.

Divers auteurs ont confondu les paraphyses et les paraphysoïdes. Il importe au contraire de bien les distinguer, ce qui malheureusement exige une étude ontogénique précise.

Chez les Pyrénomycètes ascoloculaires, l'ensemble des appareils sous- et sus-hyménial forme la *garniture périloculaire*, entourant la locule à asques, c'est-à-dire la cavité périthéciale.

4) La paroi périthéciale

Chez les espèces à *primordium ascostromatique*, la paroi périthéciale est *simple*. C'est une *enveloppe ascostromatique*, qui dérive

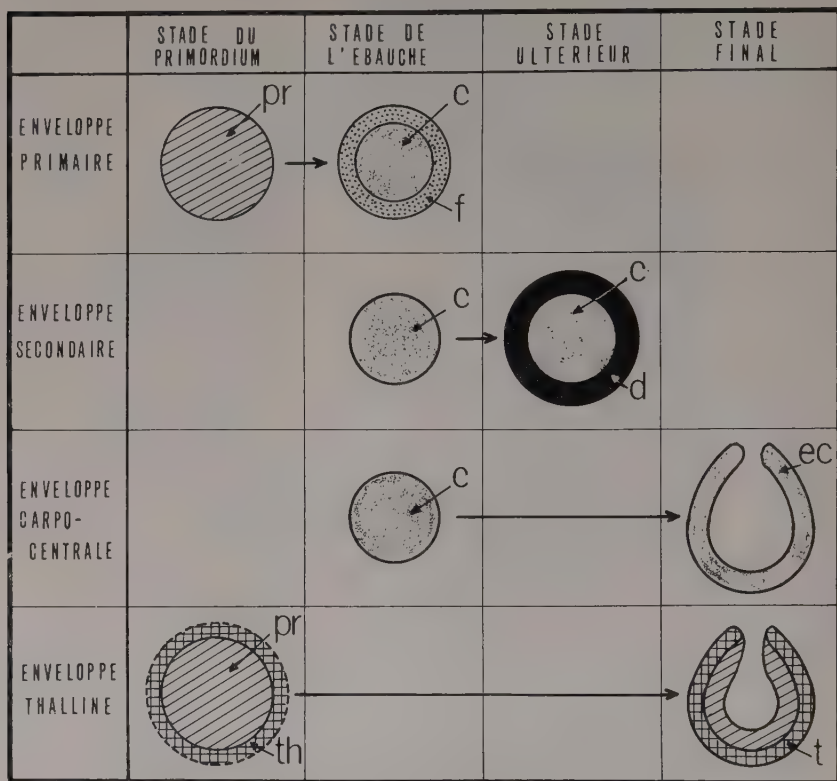


FIGURE 3. — Les types d'enveloppe constituant la paroi des périthèces des Pyrénolichens à *primordium* semi-ascostromatique.

c : carpocentre ; *d* : enveloppe secondaire ; *ec* : enveloppe carpocentrale ; *f* : enveloppe primaire ; *pr* : primordium ; *t* : enveloppe thalline ; *th* : thalle du Lichen.

de la périphérie du primordium. Comme ce dernier elle a une structure paraplectenchymateuse.

Chez les espèces à *primordium semi-ascostromatique* (Fig. 2 et 3) la paroi périthéciale est au contraire généralement *complexe*, formée de plusieurs parties emboîtées, qui diffèrent entre elles par leur origine et leur mode de formation.

Du primordium (*pr*) proprement dit peuvent ainsi dériver les formations suivantes :

1. — une *enveloppe primaire* (*f*) produite en même temps que le carpocentre (*c*) par la partie du primordium qui ne sert pas à former celui-ci. Comme elle a même origine que l'*enveloppe péricentrale* décrite chez les Lécánorales par LETROUIT-GALINOU (1966), elle en est sans doute l'équivalent. Elle peut être complète et revêtir tout le périthèce, ou incomplète. Sa structure varie selon les espèces ;

2. — une *enveloppe secondaire* (*d*), développée secondairement, c'est-à-dire après la différenciation du carpocentre (*c*) et, en principe, à l'intérieur de la précédente. Son mode de développement, son extension et son origine sont variables. Par contre sa structure finale est relativement constante : l'enveloppe secondaire est typiquement formée de filaments sub-contigus et sub-parallèles, disposés comme les méridiennes du carpocentre. Lorsqu'elle est bien développée, ses filaments, en se ramifiant au sommet, forment une sorte de *couronne* ; ils peuvent d'autre part émettre des ramifications internes, qui sont ou produisent des *périphyses*, garnissant la face interne du *canal ostiolaire* (et des *paraphyses secondaires*, autour de l'ensemble formé par les paraphyses primaires, chez certains Pyrénomycètes non lichénisants) ;

3. — une *enveloppe carpocentrale* (*ec*), qui revêt la cavité périthéciale et qui est formée par la périphérie du carpocentre (*c*) et autour de la garniture périloculaire, quand celle-ci existe. Elle se différencie quand le carpocentre parvient au terme de son évolution. Ses parties latérale et sommitale ont souvent une structure identique à celle de l'enveloppe secondaire.

Chez les espèces dont le primordium est entouré par une formation *thalline* (*th*) différenciée, mais peu distincte du reste du thalle, celle-ci s'incorpore au périthèce et devient une *enveloppe thalline* (*t*), qui forme la partie la plus externe de la paroi périthéciale. Elle est purement fungique ; son extension et sa structure sont variables.

Les enveloppes primaire, secondaire, carpocentrale et thalline ne sont jamais toutes présentes à la fois chez une même espèce.

5) L'appareil ostiolaire

Les périthèces des Pyrénolichens sont tous pourvus à maturité d'un orifice étroit, ou *ostiole*. Celui-ci s'ouvre en principe au sommet d'un *canal ostiolaire* formé dans l'axe d'un *appareil ostiolaire*, qui se différencie au sommet du périthèce et prend ou non la forme d'un col.

Selon CHADEFAUD et AVELLANAS (1967) et PARGUEY-LEDUC (1967), l'appareil ostiolaire des Pyrénomycètes non lichénisants peut comporter trois formations emboîtées :

- une formation *interne*, dérivée du sommet du *carpocentre* ;
- une formation *intermédiaire*, dérivée des *couches internes de la paroi* ;
- une formation *externe*, dérivée des *couches externes de la paroi*.

Ces trois formations se retrouvent chez les Pyrénolichens (Fig. 4), où elles sont en relation respectivement avec le *carpocentre* (c), l'*enveloppe secondaire* (d) et l'*enveloppe primaire* (f).

Chacune d'elles peut en principe produire des *périphyces*, filaments qui garnissent le canal ostiolaire (*pec* + *ped* + *pef*).

Comme d'ailleurs chez les Pyrénomycètes non lichénisants, *elles ne sont jamais toutes présentes à la fois* : en principe, une ou deux d'entre elles, variables selon les espèces, font toujours défaut. De plus, l'appareil ostiolaire ne se différencie pas chez deux des espèces étudiées dans le présent Mémoire.

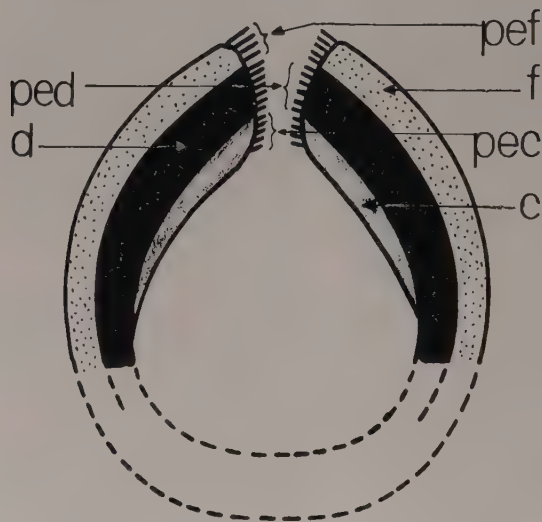


FIGURE 4. — Schéma synthétique de l'appareil ostiolaire des Pyrénolichens. *pec* : périphyces de la formation interne, en relation avec le carpocentre (c); *ped* : celles de la formation intermédiaire, en relation avec l'enveloppe secondaire (d); *pef* : celles de la formation externe, en relation avec l'enveloppe primaire (f).

3. REMARQUES SYSTEMATIQUES SUR LES ESPECES ETUDIEES.

Nos recherches ont porté sur dix espèces de Pyrénolichens appartenant à six genres différents. Nous rapporterons nos observations selon un ordre déterminé par les remarques systématiques suivantes :

1. certains des Pyrénolichens étudiés ont des *pseudo-paraphyses* et, en principe, pas de paraphyses vraies ; d'autres au contraire n'ont que des *paraphyses vraies* ;

2. parmi les espèces à pseudo-paraphyses, certaines ont des péri-

thèces à primordium *ascostromatique*, tandis que chez d'autres il n'est que *semi-ascostromatique*, comme on l'a vu plus haut ;

3. les espèces à paraphyses vraies sont toutes *semi-ascostromatiques*, mais certaines ont un *périthèce typique*, en forme de bouteille et donc pourvu d'un *col*, qui est plus ou moins long (mais parfois effacé à la fin), et d'un appareil ostiolaire différencié, d'autres ont au contraire un périthèce presque *sphérique*, *dépourvu de col* et parfois même d'appareil ostiolaire.

La première remarque peut avoir des conséquences importantes du point de vue systématique. En effet la nature des filaments inter-ascaux est l'un des critères qui permettent de distinguer, parmi les Pyrénomycètes non lichénisants, les *Ascoloculaires* et les *Ascohyméniaux*. Il a été mis en lumière par NANNFELDT (1932). Toutefois la notion d'*Ascoloculaires* et *Ascohyméniaux*, introduite par cet auteur, repose sur des considérations relatives au *mode de formation de la cavité périthéciale*.

Chez les *Ascoloculaires*, la cavité qui contient les asques se creuse dans le tissu stromatique qui renfermait au début l'appareil ascogonial.

Chez les *Ascohyméniaux*, cette cavité est entourée d'une enveloppe propre.

Plus récemment, CHADEFAUD (1960 et 1965) et PARGUEY-LEDUC (1966-67 et 1967) ont donné une définition *ontogénique*, plus précise, de ces deux types de développement. Selon eux :

1. chez les *Ascoloculaires* (Fig. 5, A et A'), la locule à asques (*lo*) remplace un carpocentre, différencié dans un stroma ou une pyrénosphère. Pour cela, selon les espèces, le carpocentre peut, soit se résorber complètement (A), soit subsister en partie (A') autour de la locule à asques, en donnant une garniture périloculaire, c'est-à-dire, comme on l'a vu plus haut, un appareil sous-hyménial en forme de ménisque (*m*), non paraphysogène, et un appareil sus-hyménial en forme de cloche (*cl*), le plus souvent producteur de pseudo-paraphyses (*q*) ;

2. chez les *Ascohyméniaux* (Fig. 5, B et B'), les asques sont logés dans des follicules de nature non stromatique, appelés *ascothécies* (*ast*), qui tirent leur origine, du moins dans les cas typiques, du pied de l'ascogone (*as*) et dont la partie interne se différencie en un carpocentre. Celui-ci comporte fondamentalement un plectenchyme nourricier (*pn*), compris entre un cône sus-hyménial (*cos*) et un disque sous-hyménial (*di*), qui peut être paraphysogène (B') ; il est parfois très réduit.

Mais PARGUEY-LEDUC observe chez les *Nectriales* des termes de passage entre ces deux groupes, qui ne sont donc pas radicalement distincts. Divers arguments conduisent en outre cet auteur à supposer que les *Ascohyméniaux* ont pu être ancestralement des *Ascoloculaires*.

Nous devons donc examiner si les Pyrénolichens pourvus de pseudo-paraphyses sont des *Ascoloculaires*, si ceux qui en sont dépourvus, mais ont des paraphyses vraies, sont des *Ascohyméniaux*, et

comment on peut envisager les relations phylogénétiques entre ces deux groupes de Mycobiontes.

D'autre part, la *diversité morphologique* des périthèces étudiés nous conduira à aborder un autre problème. En effet, si les périthèces en forme de bouteille se rencontrent exclusivement chez des Pyrénomycètes, lichénisants ou non, ceux qui sont sphériques rap-

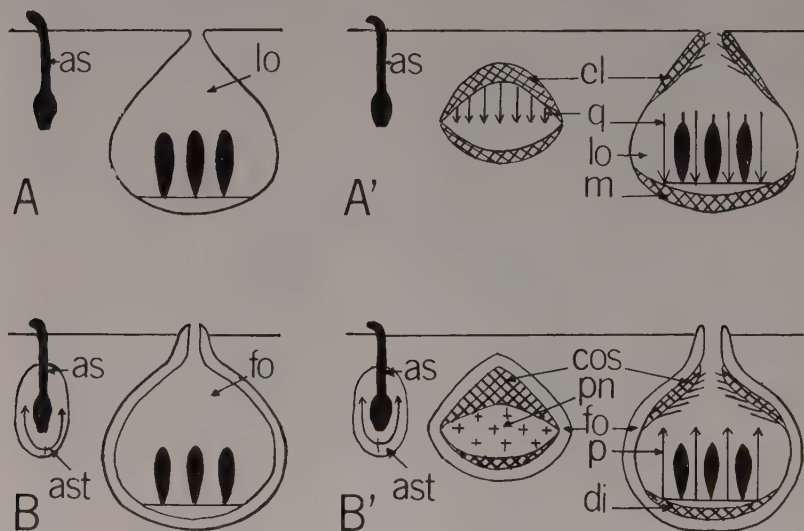


FIGURE 5. — Types ascoloculaire et ascohyménial (d'après CHADEFAUD et PAR-GUEY-LEDUC).

A : Ascoloculaire du type *Dothidea* : locule à asques (lo) dépourvue de garniture.

A' : Ascoloculaire du type *Pleospora* : locule à asques (lo) pourvue d'une garniture périloculaire composée d'un ménisque sous-hyménial (m) et d'une cloche sus-hyméniale (cl) garnie de pseudo-paraphyses (q). as : appareil ascogonial.

B et B' : type ascohyménial. Le pied de l'ascogone (as) produit une ascothécie (ast) dont la périphérie devient un follicule à asques (fo). Le carpocentre comporte un plectenchyme nourricier (pn), compris entre un cône sus-hyménial (cos) et un disque sous-hyménial (di), qui peut produire des paraphyses vraies (p, en B').

pellent les ascocarpes de divers Discomycètes, lichénisants (Lichinacées, Ephébacées, certains *Pertusaria*) ou non lichénisants (Ostropales). Ces derniers, bien que pourvus seulement d'un orifice étroit, sont généralement considérés comme des apothécies. Nous discuterons donc dans quelle mesure la morphologie des ascocarpes peut être significative, du point de vue systématique et phylogénétique.

Ces problèmes posés, nous étudierons successivement les Pyrénolichens à pseudo-paraphyses et les Pyrénolichens à paraphyses vraies, et parmi ces derniers d'abord ceux qui ont un périthèce typique.

Cela nous donne la liste des chapitres dans lesquels seront présentés les résultats fournis par l'étude des dix espèces examinées :

Chapitre I : Les Pyrénolichens à primordium ascostromatique et à pseudo-paraphyses.

Chapitre II : Les Pyrénolichens à primordium semi-ascostromatique et à pseudo-paraphyses.

Chapitre III : Les Pyrénolichens à paraphyses vraies et à périthèce morphologiquement typique.

Chapitre IV : Les Pyrénolichens à périthèces ostiolés mais cependant dépourvus d'appareil ostiolaire.

Dans le **chapitre V** nous examinerons les résultats des travaux antérieurs sur l'ontogénie des périthèces des Pyrénolichens et la structure de leurs asques.

A ces chapitres feront suite une récapitulation des données acquises sur les ascocarpes et les asques des Pyrénolichens, les conclusions partielles qui peuvent en découler (**chapitre VI**), puis des conclusions générales.

4. METHODES ET TECHNIQUES UTILISEES

Les espèces que nous avons étudiées ont des thalles de types variés : foliacés, corticoles, calcicoles. Elles ont été récoltées dans des régions diverses que nous préciserons, pour chacune, avant d'en aborder l'étude.

Deux séries de techniques différentes ont été utilisées pour l'étude de l'ontogénie des périthèces, d'une part, et celle de leurs asques, d'autre part.

A - ONTOGÉNIE DES PÉRITHÈCES

Le développement des périthèces a été étudié sur des séries de coupes, faites perpendiculairement à la surface du thalle du Lichen.

Le matériel étudié a été fixé sous vide, après réhydratation. Les milieux fixateurs utilisés ont été ceux de HELLY, de NAVACHINE et de WESTBROOK. L'inclusion a été réalisée par la méthode mixte celloïdine-paraffine de PETERFI ; pour les espèces calcicoles, elle a été précédée d'une décalcification par l'acide nitrique dilué. Les coupes ont été faites au microtome, à 5 μ d'épaisseur.

La coloration des coupes, après leur montage sur lame, a été réalisée à l'hématoxyline ferrique, selon la technique de HEIDENHAIN, et suivie d'une contre-coloration à l'éosine à 1 %.

Les coupes ont été finalement montées au baume du Canada.

Seules des coupes axiales des périthèces et de leurs ébauches ont été dessinées.

B - ETUDE DES ASQUES

L'étude des asques, ainsi que celle des hyphes ascogènes et des divers filaments interascaux, a été faite sur des écrasements de

périthèces mûrs, réalisés entre lame et lamelle et montés dans les colorants suivants :

— le bleu C4B (= bleu coton) pour l'étude des paraphyses, des hyphes ascogènes et de la nasse apicale : ce colorant pénètre dans le cytoplasme et fait ressortir les structures fines ; on admet généralement qu'il colore la callose, mais sa spécificité est incertaine, et il se fixe aussi sur les formations protidiques ;

— le Lugol faible, pour tenter de mettre en évidence des structures amyloïdes dans l'appareil apical ;

— le noir chlorazol, le vert Visba B de Geigy et les encres stylographiques noires (agissant par les bleus acides qu'elles contiennent) pour les constituants chitinoïdes (qui ne sont pas forcément tous formés de chitine, *stricto sensu*).

CHAPITRE PREMIER

LES PYRÉNOLICHENS A PSEUDO-PARAPHYSES ET A PRIMORDIUM PÉRITHÉCIAL ASCOSTROMATIQUE

Parmi les Pyrénolichens que nous avons étudiés, deux seulement se rattachent à ce groupe. Ce sont deux espèces du genre *Arthopyrenia* : l'*A. fallax* (Nyl.) Arn. et l'*A. submicans* Arn.

Ces deux espèces ont déjà fait, de notre part, l'objet de deux publications (1968 et 1970). Elles présentent entre elles de grandes ressemblances. Nous rapporterons d'abord nos observations sur les périthèces et les asques de l'*A. fallax*, puis celles effectuées sur l'*A. submicans* et nous les comparerons entre elles. Nous tenterons ensuite d'interpréter l'organisation de ces périthèces et de les rapprocher de ceux d'autres Pyrénomycètes.

I. — POSITION SYSTEMATIQUE DU GENRE *ARTHOPYRENIA*.

Pour ZAHLBRUCKNER (1907) et divers autres Lichénologues, qui se sont inspirés de son système de classification, les *Arthopyrenia* sont des Pyrénulacées, cette famille étant caractérisée par ses Algues, qui se rangent dans la famille des *Trentépothiacées*.

Pour les auteurs récents, qui classent les Lichens parmi les Champignons libres, ce sont des *Pléosporales* (CHADEFAUD, 1960 ; HALE, 1961 ; RICHARDSON et MORGAN-JONES, 1964) car, selon SANTESSON (1950), ils ont des pseudo-paraphyses et sont donc ascoloculaires.

Mais VEZDA (1968) observe que le g. *Arthopyrenia* n'est pas homogène : il comprend des espèces à asques rétrécis au sommet et du type nassacé, et d'autres à asques cylindriques du type annellacé. Les premières, qui sont la majorité, forment la famille des Arthopyréniacées ; les *A. fallax* et *submicans* sont parmi elles. Les autres sont rattachées à la famille des Strigulacées.

Pour notre part, ayant étudié quatre espèces du g. *Arthopyrenia*, nous avons été conduite à séparer les deux espèces à pseudo-paraphyses déjà citées des deux autres (*A. conoidea* (Fr.) Zahlbr. et *A. subli-toralis* (Leight.) Arn.) qui, ayant, selon nous, des paraphyses vraies, seront étudiées dans le quatrième chapitre.

II. — ETUDE DE L'*ARTHOPYRENIA FALLAX* (NYL.) ARN.

L'*Arthopyrenia fallax* (Nyl.) Arn. est un Lichen corticole, à thalle crustacé ; ses ascocarpes, inclus dans l'écorce, ont une paroi noire et s'ouvrent par un orifice punctiforme. L'espèce est en outre caractérisée par des filaments interascaux anastomosés et des spores hyalines

et bicellulaires, dans lesquelles la cellule supérieure est plus grande que l'inférieure.

Les échantillons étudiés ont été récoltés sur de petits rameaux de chêne, en forêt de Fontainebleau.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DE L'*A. fallax*.

Nos observations nous ont montré que le développement de l'*A. fallax* comporte plusieurs stades. Le premier est celui du *primordium*, le deuxième celui de l'*ébauche périthéciale* et de la *différenciation du carpocentre*, les quatre suivants ceux de l'édification du périthèce et le dernier celui du *passage à l'état adulte*.

STADE I : Le *primordium* du périthèce (Fig. 6, A et B).

Pour la formation de ce *primordium* se différencie tout d'abord (Fig. A), à l'intérieur du liège (*su*) de l'hôte, un *îlot lenticulaire* formé d'hyphes mycéliennes, à paroi épaisse et brune, soudées en un pseudo-tissu paraplectenchymateux (*st*). Cet îlot s'accroît et devient (Fig. B) un *massif tronconique* (diamètres : 60 μ à la base, 25 μ au sommet ; hauteur : 25 μ) qui affleure à la surface de l'écorce, après rupture des assises superficielles du liège qui le recouvraient initialement. Les cellules les plus différenciées, à parois plus épaisses et plus sombres et à contenu cellulaire vacuolisé, sont celles de la partie apicale du massif. La croissance de celui-ci paraît résulter, d'une part de divisions de cellules encore peu différenciées, et d'autre part de l'adjonction de nouvelles hyphes thallines, sur la face basale de l'îlot initial. Ce massif (*st*), homogène et de structure paraplectenchymateuse, directement produit par le mycélium, nous paraît avoir la valeur d'un *ascostroma* : c'est le *primordium ascostromatique* du périthèce.

STADE II : L'*ébauche périthéciale* et la *différenciation du carpocentre* (Fig. 6, C).

Ensuite, à la base de ce *primordium* et approximativement dans sa région axiale, se différencie un *carpocentre plexiforme* (*c*) constitué de cellules à paroi mince et à contenu relativement sidérophile.

Pour cela, les cellules de l'*ascostroma* perdent leurs parois, qui se résorbent. Elles se comportent ainsi comme celles dont dérive, en principe, le carpocentre des Pyrénomycètes ascoloculaires, notamment celui des *Dothidea*, selon LUTTRELL (1951) et PARGUEY-LEDUC (1966-67). Selon ce dernier auteur, la perte des parois correspondrait au début d'une sporulation abortive. C'est après cette perte que les cellules s'allongent pour former le plexus carpocentral. Ce processus débute à la base du *primordium* et au centre de celle-ci, puis il s'étend à sa partie moyenne ; en même temps la région concernée s'élargit. Le développement du carpocentre est donc à la fois basifuge et centrifuge. L'absence de plectenchyme ascostromatique *sous* le carpocentre ainsi formé est à remarquer.

STADE III : La *formation de la cavité périthéciale* (Fig. 7, A).

Au stade III, le carpocentre, beaucoup plus volumineux, a la forme d'une lentille biconvexe (diamètre : 45-50 μ , hauteur : 20 μ). Il se

situé entièrement au-dessous du reste de l'ascostroma (*st*), qui lui sert de toit ; du fait de sa croissance, celui-ci est soulevé, ainsi que les cellules du liège qui l'entourent, et il fait légèrement saillie à la surface de l'écorce.

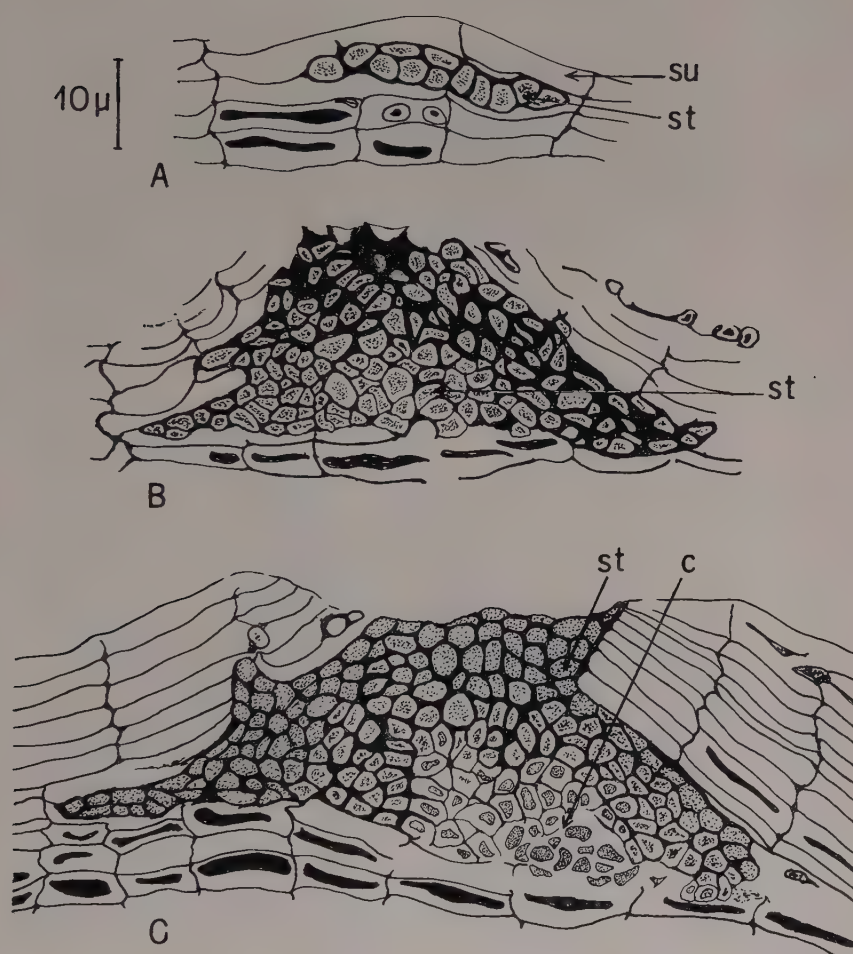


FIGURE 6. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia fallax*.

A et B : stade I, le primordium du périthèce.

C : stade II, l'ébauche périthéciale et la différenciation du carpocentre.

c : carpocentre ; st : primordium ascostromatique ; su : liège de l'hôte.

La base de ce carpocentre (*bc*), différenciée la première, est formée de cellules allongées parallèlement à la surface. Elles constituent une sorte de *plancher carpocentral*, qui a la valeur d'un *appareil sous-hyménial*.

Sa partie supérieure (*tc*), différenciée la dernière, devient alors un *plafond carpocentral*, ayant la valeur d'un *appareil sus-hyménial*. Elle est formée d'une couche de cellules à contour polygonal ou

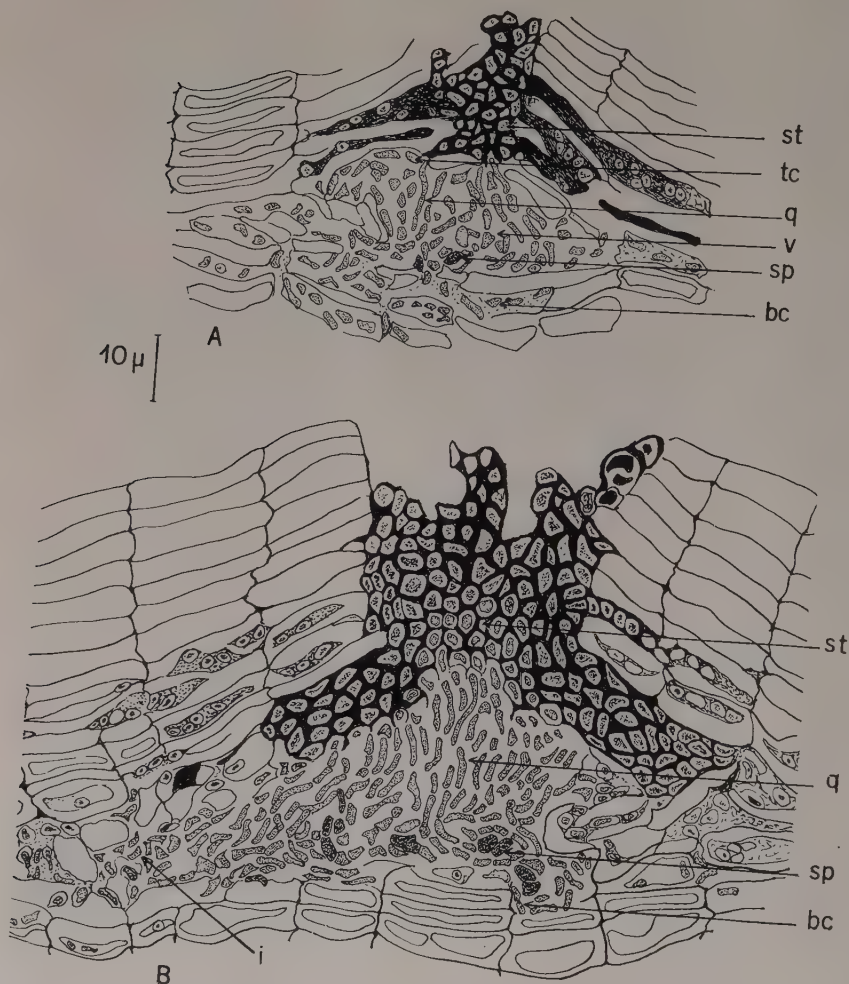


FIGURE 7. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia fallax*.

A : stade III, la formation de la cavité périthéciale.

B : stade IV, l'extension de la cavité périthéciale.

bc : partie basale du carpocentre; *i* : zone annulaire de croissance marginale;

q : pseudo-paraphyse; *sp* : élément de l'appareil sporophytique; *st* : reste de

l'ascostroma; *tc* : partie supérieure du carpocentre; *v* : cavité périthéciale.

rectangulaire, bien distinctes de celles du toit stromatique (*st*), qui les surmonte, par la résorption de leur paroi sur leur face inférieure. En s'allongeant vers le bas et se cloisonnant, elles engendrent des

pseudo-paraphyses (*q*), formées de cellules cylindriques. Celles de la région axiale sont verticales ; celles de la périphérie divergent à partir du sommet, puis se recourbent près de la base pour se raccorder au plancher sous-hyménial. Certaines sont fixées à la fois au plafond carpocentral et à ce plancher, mais quelques-unes ne le sont qu'au plafond, de sorte qu'elles ont une extrémité inférieure libre. Cela indique que, comme les pseudo-paraphyses des Pyrénomycètes ascoloculaires, elles se développent à partir du plafond carpocentral, en direction basipète, et que c'est seulement à la fin que leur extrémité inférieure, d'abord libre, se fixe au plancher. Le plafond carpocentral, qui les engendre, est donc un *appareil sous-hyménial pseudo-paraphysogène*, comparable à la *cloche sus-hyméniale* des Pléosporales, elle aussi productrice de pseudo-paraphyses. Toutefois il a la forme d'une simple lame, seulement un peu convexe vers le haut, et non d'une cloche.

L'ensemble des pseudo-paraphyses constitue la partie moyenne du carpocentre. Entre elles sont visibles des cellules carpocentrales à contour polygonal et à contenu dense, semblables à celles du stade précédent. Ce sont peut-être des cellules dissociées destinées à disparaître en jouant un rôle nourricier, mais il semble également possible qu'elles puissent se modifier pour donner directement des pseudo-paraphyses.

Ces transformations du carpocentre s'accompagnent de l'apparition de la *cavité périthéciale* (*v*), dont l'appareil sous-hyménial forme le plancher et l'appareil sus-hyménial le plafond, et que remplissent les pseudo-paraphyses.

Quelques cellules plus sidérophiles, mêlées à celles du plancher carpocentral, représentent peut-être les premiers éléments de l'*appareil sporophytique* (*sp*).

STADE IV : L'extension de la cavité périthéciale (Fig. 7, B).

Au cours du stade IV, le volume de l'ascostroma (*st*) surmontant le carpocentre augmente peu. Par contre le carpocentre s'accroît considérablement, et il prend la forme d'un cône surbaissé (diam. : 90 μ , hauteur : 30 μ). Les pseudo-paraphyses (*q*) s'allongent, se ramifient et s'anastomosent entre elles ; de nouvelles apparaissent. Le carpocentre présente en outre une croissance *marginale*, due à l'activité d'une zone annulaire (*i*), qui entoure la base de l'ébauche et où des cellules du thalle s'incorporent à lui. Ce mode de croissance est le même que celui décrit dans les apothécies des Lécánorales (LETROUIT-GALINOU, 1966), des Graphidales (JANEX-FAVRE, 1964) et de certains Discomycètes inoperculés (BELLEMÈRE, 1967) ; la zone de croissance annulaire peut être comparée à la *péribase* des Lécánorales et des Graphidales.

Les cellules de l'*appareil sporophytique* (*sp*), volumineuses et fortement sidérophiles, sont maintenant bien différenciées entre les extrémités inférieures des pseudo-paraphyses.

STADE V : La formation de la paroi latérale du périthèce (Fig. 8, A).

Le stade V est marqué par l'extension du toit stromatique sur les

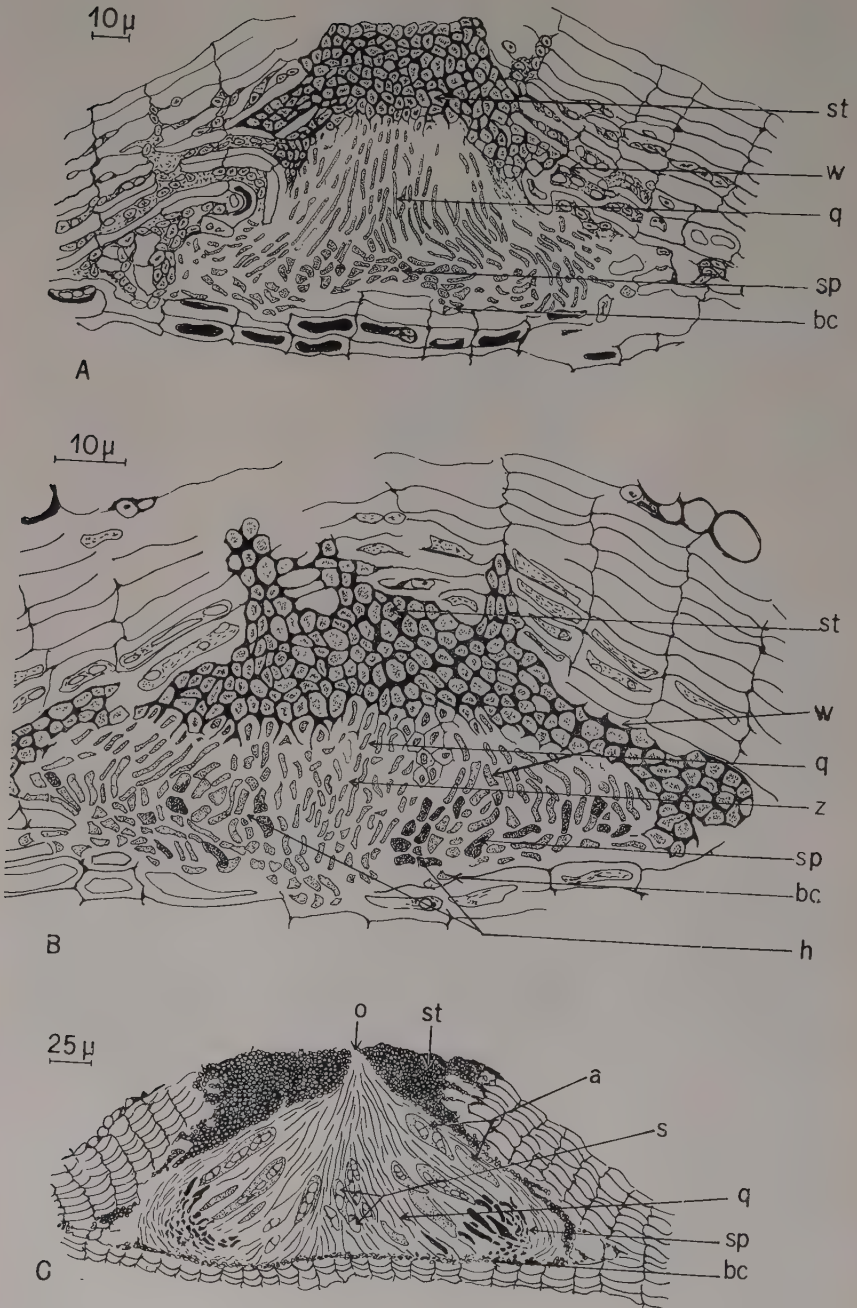


Fig. 8. — *Arthopyrenia fallax* (Nyl.) Arri.

flancs de la jeune fructification, de manière à lui constituer une *paroi latérale* (*w*). Celle-ci, se développant vers le bas, finit par entourer la zone annulaire de croissance marginale, qui de ce fait cesse de fonctionner.

Les *pseudo-paraphyses* (*q*) deviennent plus nombreuses et s'allongent.

L'*appareil sporophytique* (*sp*) est composé de filaments, qui forment un coussinet dense dans le plancher carpocentral (*bc*), dans la partie centro-basale de l'ébauche.

STADE VI : *La différenciation de la couronne hyméniale* (Fig. 8, B).

Les hyphes sporophytiques ont une croissance *centrifuge* et au centre les premières apparues dégénèrent. Par suite, au stade VI, l'axe du jeune ascocarpe se trouve occupé par un *pilier axial* (*z*), formé uniquement par une partie des pseudo-paraphyses (*q*). Les autres pseudo-paraphyses sont disposées en une *couronne hyméniale* (*h*) autour de ce pilier et elles sont désormais toutes fixées par leurs deux extrémités : leur extrémité inférieure, d'abord libre, s'est en effet attachée au plafond carpocentral (*bc*). Au fur et à mesure de l'accroissement en diamètre du jeune ascocarpe, elles se couchent vers l'axe de celui-ci, de façon à prendre une position oblique. Les *filaments sporophytiques* (*sp*) sont inclus dans la couronne hyméniale (*h*), dans laquelle leurs extrémités sont dressées entre les pseudo-paraphyses (*q*).

On sait (BELLEMÈRE, 1967) que chez certains Discomycètes Discostromiens, notamment le *Calloria fusarioides*, le carpocentre contient de même, à un certain stade du développement, un pilier axial, mais celui-ci est formé de paraphysoïdes, non de pseudo-paraphyses, et autour l'hyménium est composé de paraphyses vraies. Peu après apparaissent les premiers *asques*. Le nombre des pseudo-paraphyses continue à augmenter, sans doute par formation de rameaux sur celles déjà présentes.

STADE VII : *Passage au stade adulte, maturation des asques et formation de l'ostiole* (Fig. 8, C).

Le passage au *stade adulte* s'accompagne d'une *croissance* importante du périthèce, qui à maturité fait une saillie marquée sur l'écorce de l'arbre. Sa cavité, en forme de cône surbaissé, mesure en moyenne 250 μ de diamètre à la base et 100 μ en hauteur. Le pilier axial persiste ; les asques se développent tout autour. Comme les pseudo-paraphyses, ils sont couchés dans la cavité, leurs sommets convergeant vers l'axe. La *paroi ascostromatique* du périthèce s'épaissit sur les flancs ; des

FIGURE 8. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia fallax*.

A : stade V, la formation de la paroi latérale du périthèce.

B : stade VI, la différenciation de la couronne hyméniale.

C : stade VII, passage au stade adulte.

a : asque ; *bc* : partie basale du carpocentre ; *h* : couronne hyméniale ; *o* : ostiole ; *q* : pseudo-paraphyse ; *s* : ascospore ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *st* : reste de l'ascostroma ; *w* : paroi latérale ; *z* : pilier axial.

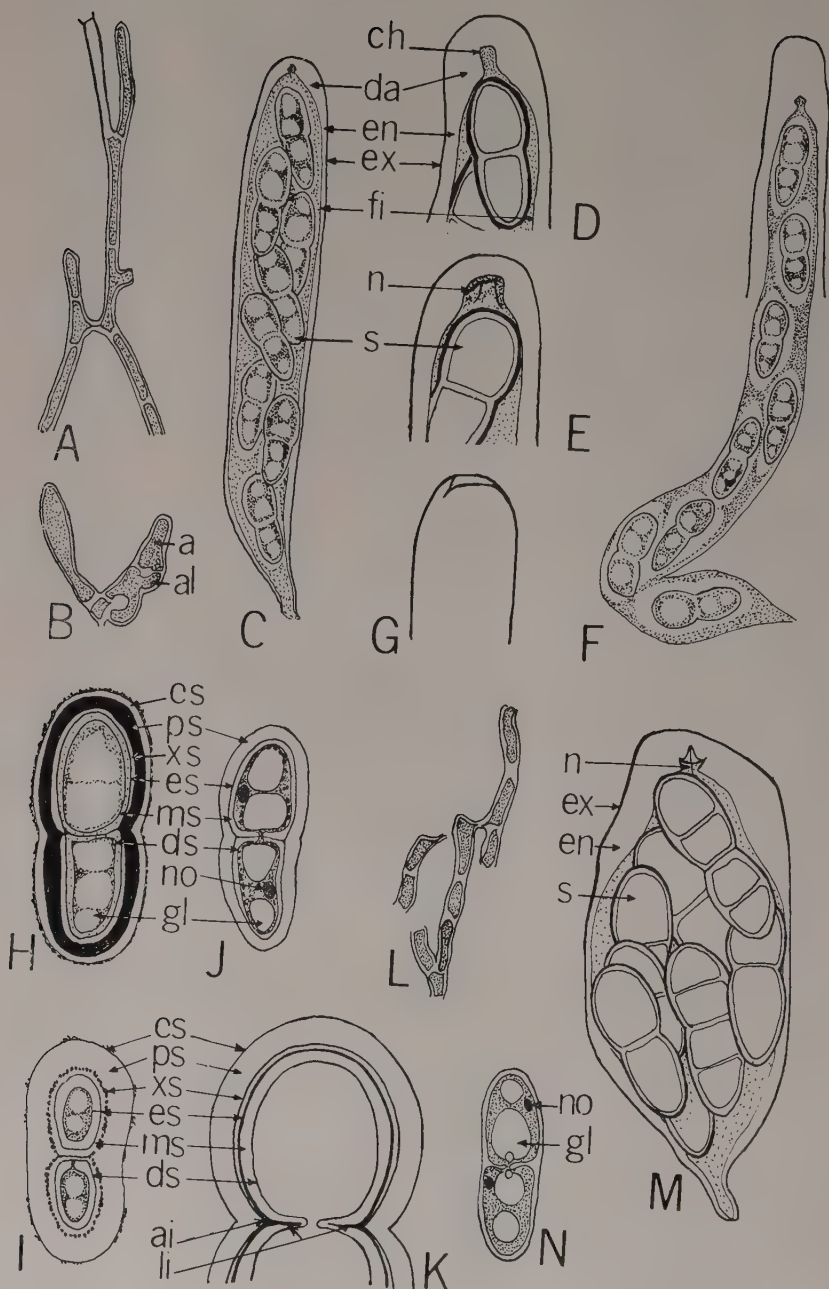


Fig. 9. — *Arthopyrenia fallax* (Nyl.) Arn. et *Arthopyrenia submicans* Arn.

cellules du liège, elles aussi pigmentées, s'incorporent à elle. Un manchon de filaments non entremêlés d'asques entoure la cavité et revêt intérieurement la paroi.

Au stade final (Fig. 8, C), un étroit *ostiole* (*o*) est formé au sommet ; les ascospores (*s*), sorties des asques (*a*), s'y engagent une à une. Le pilier axial s'amenuise, le sommet de ses filaments se détache du toit stromatique (*st*). Dans le plancher carpocentral (*bc*), les parois se chargent de pigment brun.

2. LES FILAMENTS INTERASCAUX, LES HYPHES ASCOGÈNES, LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DE L'*A. fallax* (Fig. 9, A à K).

Les préparations par écrasement de périthèces mûrs nous ont permis de faire les quelques observations suivantes.

Les *filaments interascaux* sont des *pseudo-paraphyses* formées de cellules longues et étroites (Fig. A). Certains sont rectilignes, d'autres ramifiés. Les ramifications se forment à un niveau quelconque le long du filament et ont une longueur variable ; elles sont souvent dirigées vers le fond de la cavité périthéciale, parfois vers son sommet. Des anastomoses peuvent exister entre filaments voisins. Dans le périthèce encore jeune, l'extrémité supérieure de chaque pseudo-paraphyse est attachée à une cellule à paroi épaisse, vide de tout contenu, qui appartient sans doute à l'appareil sus-hyménial. Ensuite il s'en détache, la séparation s'amorce sur le pourtour de la cellule occupant cette extrémité.

Les *hyphes ascogènes* (Fig. B), bien colorées par le bleu coton, sont formées de dangeardies à anses latérales.

Les *asques* (Fig. C à F) sont cylindriques et mesurent environ $90 \times 18 \mu$ avant la déhiscence. Leur *paroi* comprend, de l'extérieur vers l'intérieur :

- l'exoascus (*ex*), mince et réfringent ;
- l'endoascus (*en*), épaissi au sommet, où il forme un *dôme apical* (*da*). Celui-ci est creusé d'une *chambre oculaire* (*ch*) cylindrique dont les dimensions varient selon les asques, mais indépendamment

FIGURE 9. — Les asques et les ascospores de l'*Arthopyrenia fallax* et de l'*Arthopyrenia submicans*.

A : sommets de pseudo-paraphyses de l'*A. fallax* (X 1100).

B : hyphes ascogènes de l'*A. fallax* (X 1100).

C à F : asques de l'*A. fallax*. C : asque mûr (X 650) ; D et E : sommets d'asques ; F : asque déhiscent par « Jack-in-box » et G : par un pore (X 1100).

H à K : ascospores de l'*A. fallax* (X 1750, sauf K, schématique).

L : sommet de pseudo-paraphyse de l'*A. submicans* (X 1100).

M : asque mûr de l'*A. submicans* (X 1400).

N : ascospore de l'*A. submicans* (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. A, B, C, F, I, L et M) ; vert Visba (fig. D, E, G et H) ; hématoxyline (fig. J et N).

a : asque ; *ai* : anneau interloculaire ; *al* : anse latérale ; *ch* : chambre oculaire ; *cs* : ecospore ; *da* : dôme apical ; *ds* : endospore ; *en* : endoascus ; *es* : épispore ; *ex* : exoascus ; *fi* : film interne de la paroi ; *gl* : globule lipidique ; *li* : lame interloculaire ; *ms* : mésospore ; *n* : nasse apicale ; *no* : noyau ; *ps* : périspore ; *s* : ascospore ; *xs* : exospore.

du stade de développement de ceux-ci : elle est tantôt haute et étroite ($5 \times 1 \mu$) (Fig. D), tantôt courte et plus large ($2 \times 4 \mu$) (Fig. E) ;

— un film interne (*fi*), qui entoure l'épiplasme et prend une teinte plus sombre que ce dernier dans les asques colorés au vert Visba. Il s'interrompt généralement à la base de la chambre oculaire.

L'appareil apical est du type *nassascé* ; la nasse (*n*), colorable par le bleu coton, et donc peut-être callosique, est formée, dans la chambre apicale, de trois baguettes rectilignes, bifurquées vers le bas et prolongées par de fins tractus, elle n'est pas toujours bien différenciée.

La *déhiscence de l'asque* (Fig. F) s'effectue selon le mécanisme du « *Jack-in-box* », avec rupture circulaire de l'exoascus et projection à l'extérieur de l'endoascus et de son contenu. Le cercle de déhiscence est généralement situé vers le milieu de l'asque mais il est parfois très proche du sommet, de sorte qu'il délimite un opercule (Fig. G) dont la chute a pour conséquence la formation d'un *pore* au sommet de l'asque.

Les *ascospores* (Fig. H à K), au nombre de huit par asque, sont allongées ($18 \times 5.7 \mu$). Elles sont formées de deux cellules uninucléées, légèrement inégales, séparées par un septum transversal percé d'un pore. La cellule supérieure, plus renflée, a un diamètre de 7μ ; celui de l'autre n'est que de 5μ . Leurs contenus sont réunis par un fin tractus cytoplasmique, logé dans le pore du septum. Chacune d'elles contient généralement deux volumineux globules lipidiques, parfois trois, ou un seul. Le noyau est, de ce fait, repoussé dans le cytoplasme pariétal.

La *paroi* des spores est complexe. Les colorations au vert Visba et au bleu coton permettent d'y distinguer plusieurs formations emboîtées. Pour les décrire, nous utiliserons, ainsi que l'a fait CHADEFAUD dans son étude des ascospores septées (1969), une nomenclature analogue à celle qu'a mise au point PERREAU (1967) pour les basidiospores. Ainsi nous trouvons, de l'extérieur vers l'intérieur :

1. une *formation pérисporale*, commune aux deux cellules, et comprenant la *pérисpore* (*ps*), épaisse, et l'*ectospore* (*cs*), très mince, qui l'entoure. Celle-ci est colorée en bleu foncé par le vert Visba et le bleu coton ; elle est très fragile et vite disloquée. La pérисpore est très hygrophile, elle se gonfle par absorption d'eau quand la spore est libérée, puis elle disparaît. Elle est colorée en bleu par le vert Visba, mais non par le bleu coton ;

2. une *formation épисporale* comprenant, du côté externe, l'*exospore* (*xs*) et, du côté interne, l'*épисpore* (*es*). Dans les préparations colorées au vert Visba, l'épисpore est violette, l'exospore n'est pas colorée. La première participe à la formation du septum intercellulaire dans lequel elle constitue une *lame interloculaire* (*li*) entourée d'un *anneau interloculaire* (*ai*) ; la seconde est mince et interrompue au niveau de l'anneau interloculaire. Dans les préparations traitées par le bleu coton, cette formation est colorée en bleu ; dans les spores jeunes, l'exospore apparaît formée par une série de granules juxtaposés ; ensuite les deux couches se confondent.

3. une *formation endosporale*, comprenant l'*endospore* (*ds*) qui enveloppe séparément le cytoplasme de chaque cellule et la *mésospore* (*ms*) qui enrobe les cellules ainsi enveloppées et s'intercale entre l'endospore et l'épispore. La mésospore est colorée en rose violacé par le vert Visba, l'endospore est alors gris-noir.

III. — ETUDE DE L'*ARTHOPYRENIA SUBMICANS* ARN.

L'*Arthopyrenia submicans* Arn. est un Lichen corticole à thalle crustacé, discontinu et très mince. Ses ascocarpes, en petits groupes denses à la surface de l'écorce de l'hôte, ont une paroi noire et un orifice punctiforme ; leur cavité contient des asques à huit ascospores allongées, cloisonnées en quatre cellules, et des paraphyses anastomosées évanescences.

Les échantillons étudiés ont été trouvés sur de petits rameaux de Hêtres, en forêt de Fontainebleau.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DE L'*A. submicans*.

Nous n'avons observé que les cinq derniers stades du développement des périthèces : de ceux-ci, le premier est celui où se différencie le *carpocentre*, les trois suivants ceux de l'*ébauche périthéciale*, le cinquième est celui du passage à l'état *adulte*.

STADES I ET II : *Le primordium du périthèce et la différenciation du carpocentre* (Fig. 10, A).

Le stade I, qui est celui du primordium du périthèce, nous a échappé. Le premier stade observé a donc été le stade II. A ce moment, l'ébauche a la forme d'un tronc de cône (diamètres : 40 μ à la base, 20 μ au sommet ; hauteur : 25 μ). Son sommet affleure à la surface de l'écorce. Elle comprend deux parties : un *plexus* (*c*), approximativement sphérique, formé de cellules allongées à paroi mince, qui constitue la partie centro-basale de l'ébauche, et un *massif paraplectenchymateux* (*st*) constitué par des hyphes mycéliennes soudées, à paroi épaisse, dont les plus apicales sont brunes. Ce massif coiffe le plexus et en revêt les flancs.

Cette ébauche est organisée comme celle de l'*A. fallax* au stade II ; elle se compose de même, selon nous, d'un *carpocentre* (*sensu* M. CHADEFAUD) (= le plexus) et d'un *plectenchyme stromatique* (= le massif paraplectenchymateux), celui-ci absent *sous* le carpocentre. Comme chez l'*A. fallax*, le carpocentre se différencie aux dépens de la partie interne du plectenchyme stromatique, où l'on voit les parois des cellules se résorber, et ce processus s'étend en direction centrifuge, à partir de la région centro-basale de l'ébauche.

Au stade I, qui nous a échappé, l'ébauche devait encore être réduite, comme chez l'*A. fallax*, à un primordium stromatique homogène, entièrement plectenchymateux. C'est ensuite aux dépens de la partie basale de ce primordium, puis de sa partie centrale, qu'au stade II se différencie la carpocentre, comme il vient d'être dit.

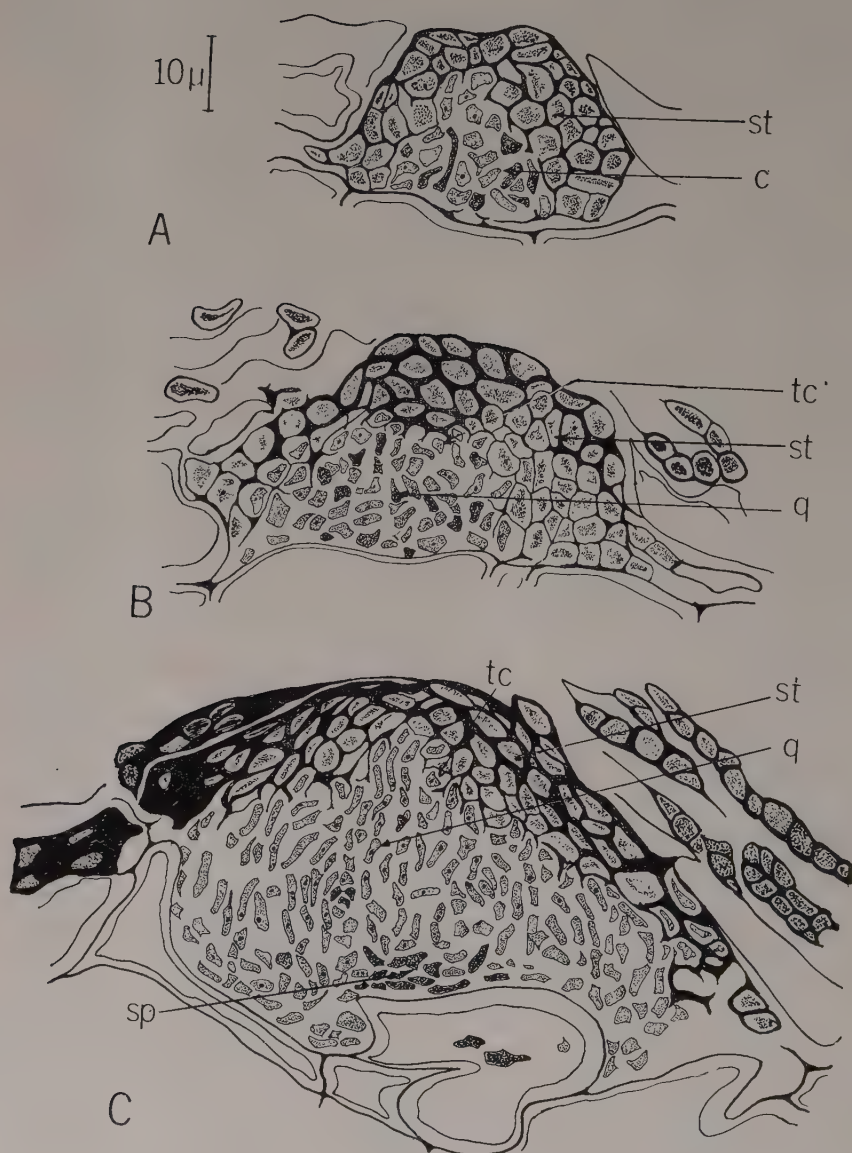


FIGURE 10. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia submicans*.

A : stade II, la différenciation du carpocentre.

B : stade III, l'apparition des pseudo-paraphyses.

C : stade IV, l'extension du carpocentre et la différenciation de l'appareil sporophytique.

c : carpocentre ; q : pseudo-paraphyse ; st : massif ascostromatique ; sp : élément de l'appareil sporophytique ; tc : plafond carpocentral.

STADE III : *L'apparition des pseudo-paraphyses* (Fig. 10, B).

Par la suite, l'ébauche grossit ; son extension se fait surtout en direction radiale : le diamètre de base atteint 60 μ , alors que la hauteur ne dépasse pas encore 30 μ . Le plectenchyme stromatique (*st*) s'épaissit dans sa partie apicale, qui coiffe le carpocentre et lui sert de toit ; il demeure au contraire relativement mince sur les flancs de l'ébauche. Le plexus carpocentral, accru, est maintenant constitué par un système de filaments différenciés. Ceux de la région axiale sont verticaux ; ceux de la zone périphérique sont obliques et moins distincts. Certains sont libres vers le bas : il s'agit donc de *pseudo-paraphyses* (*q*), comme chez l'*A. fallax* au même stade.

Comme chez celui-ci, les pseudo-paraphyses ont été produites par des cellules d'un *plafond carpocentral pseudo-paraphysogène* bien distinct (*tc*) en forme de lame légèrement convexe vers le haut. Ces cellules sont disposées en une seule couche, sur la face interne du toit stromatique. Leur paroi n'est pas complètement résorbée, leur contenu est souvent encore polygonal, comme celui des cellules du plectenchyme stromatique dont elles dérivent.

Par contre, contrairement à ce que nous avons observé chez l'*A. fallax*, il n'y a pas de *plancher carpocentral*. Vers le bas, les extrémités inférieures des pseudo-paraphyses atteignent en effet la base de l'ébauche.

L'espace libre entre les pseudo-paraphyses représente l'ébauche de la cavité périthéciale.

STADE IV : *L'extension du carpocentre et la différenciation de l'appareil sporophytique* (Fig. 10, C).

Au troisième des stades observés, l'ébauche est devenue *conique* (diam. de base : 80-90 μ ; hauteur : 40 μ). Dans le toit stromatique (*st*) les parois cellulaires sont fortement pigmentées. Dans le carpocentre, la lame sus-hyméniale a pris la forme d'un cône (*tc*). Les pseudo-paraphyses (*q*) sont plus nombreuses : celles de la région axiale sont toujours subverticales ; celles de la périphérie, mieux différenciées que précédemment, divergent à partir du sommet, se recourbent vers l'axe de l'ébauche, puis se terminent à la base par une portion sub-horizontale.

Au centre de l'ébauche, et à la base, on observe un îlot de cellules sidérophiles, qui doivent représenter des éléments de l'*appareil sporophytique* (*sp*).

Ainsi organisé, ce jeune ascocarpe présente de grandes ressemblances avec l'ébauche périthéciale de l'*A. fallax* au même stade ; il en diffère toutefois par sa forme en cône élevé (et non surbaissé) et l'absence d'appareil sous-hyménial. En outre nous n'avons pas retrouvé chez l'*A. submicans* la zone de croissance marginale, en forme d'anneau, observable au stade IV chez l'*A. fallax* ; l'extension latérale de l'ébauche et du carpocentre doit donc se faire sans apport d'éléments extérieurs au massif ascostromatique.

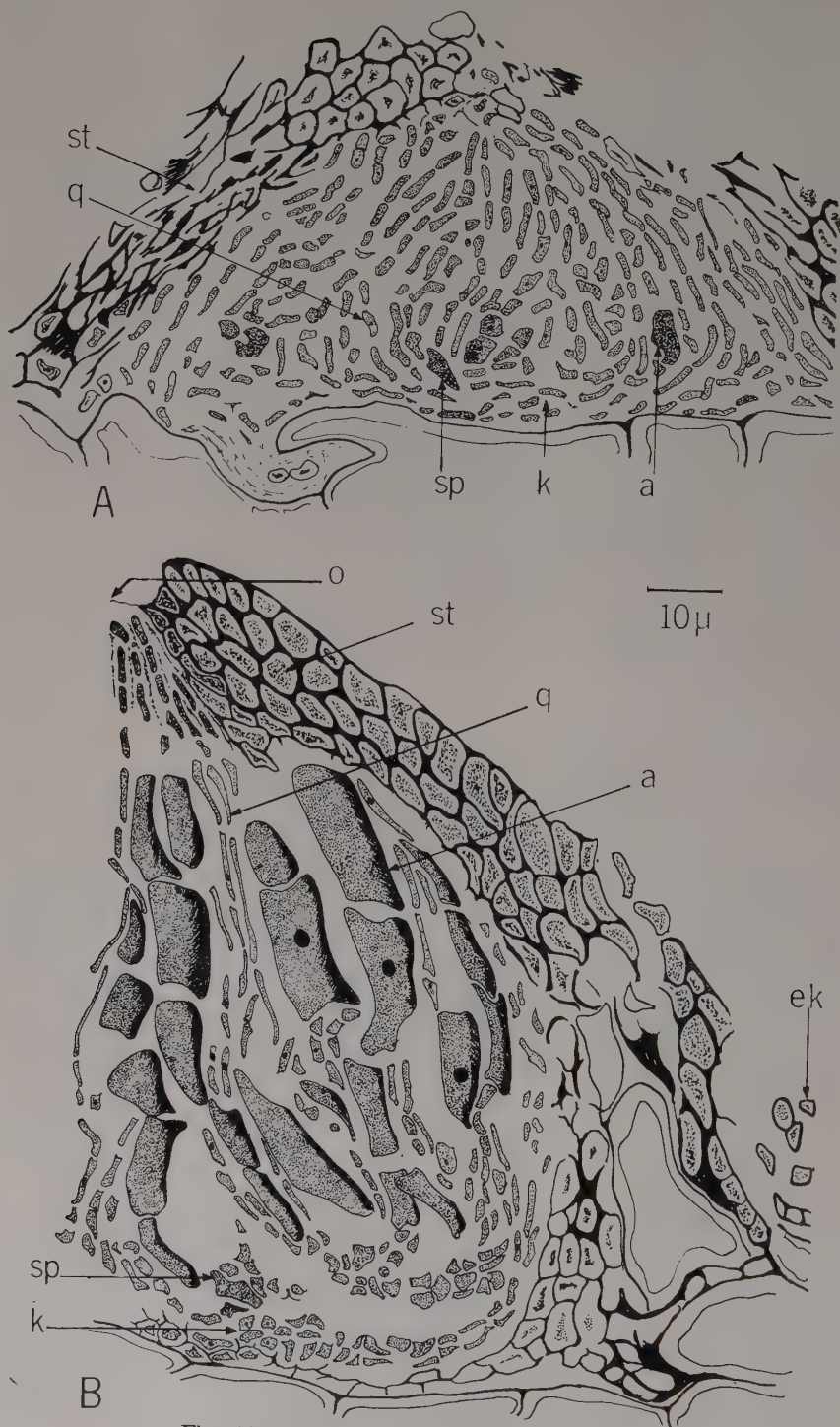


Fig. 11. — *Arthopyrenia submicans* Arn.

STADE V : *Le développement des flancs de la paroi périthéciale et la formation d'une couche basale ascogène* (Fig. 11, A).

Ce stade est marqué par l'extension des hyphes sporophytiques, en direction centrifuge, la formation d'une mince couche basale, plectenchymateuse (*k*), aux dépens des portions horizontales entremêlées des pseudo-paraphyses (*q*), le développement des premiers asques (*a*) sur cette couche basale, entre les pseudo-paraphyses, et un épaississement des flancs de l'enveloppe stromatique (*st*).

Contrairement à ce qui se passe chez l'*A. fallax* au stade VI, les hyphes sporophytiques et les asques se développent dans toute la cavité, au lieu d'être localisés dans une zone annulaire (= la couronne hyméniale), entourant un pilier axial formé uniquement de pseudo-paraphyses.

STADE VI : *Passage à l'état adulte, maturation des asques et formation de l'ostiole* (Fig. 11, B).

Le passage à ce stade s'accompagne d'une croissance du jeune ascarpe dans toutes ses dimensions, notamment en hauteur ; il devient ainsi proéminent à la surface de l'écorce (*ek*) (diamètre de base : 150 μ , hauteur : 100 μ). Sa cavité communique avec l'extérieur par un ostiole (*o*) très petit, formé dans la région axiale du toit stromatique (*st*). Elle contient les pseudo-paraphyses (*q*), quelque peu anastomosées entre elles. Près du toit stromatique la plupart se sont détachées de celui-ci. Entre elles sont intercalés de nombreux asques dressés (*a*), à divers stades de leur développement. La paroi stromatique brune (*st*) s'est fort épaissie sur les flancs ; des cellules corticales de l'hôte s'y sont incorporées.

Au stade final, les *ascospores* sont formées dans les asques, les pseudo-paraphyses se résorbent, celles du centre les premières, et les parois des cellules du plectenchyme basal à leur tour brunissent.

2. LES FILAMENTS INTERASCAUX, LES HYPHES ASCOGÈNES ET LES ASQUES DE l'*A. submicans* (Fig. 9, L à N).

D'après nos observations, faites sur préparations par écrasement de périthèces mûres, les filaments interascaux, les hyphes ascogènes et les asques de l'*A. submicans* sont du même type que ceux de l'*A. fallax*. Ils présentent avec eux des différences d'ordre spécifique qui sont les suivantes :

— Les cellules des *pseudo-paraphyses* (Fig. L) sont plus courtes et leurs ramifications plus fréquentes ;

FIGURE 11. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia submicans*.

A : stade V, le développement des flancs de la paroi périthéciale et la formation d'une couche basale ascogène.

B : stade VI, passage à l'état adulte.

a : asque ; *ek* : surface de l'écorce-hôte ; *k* : plectenchyme formé par la base des pseudo-paraphyses ; *o* : ostiole ; *q* : pseudo-paraphyse ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *st* : enveloppe stromatique.

— Les *asques* (bituniqués-nassascés) ont une forme et des dimensions différentes (Fig. M) : cylindriques dans leur partie supérieure, ils se rétrécissent progressivement dans leur tiers inférieur ($45-60 \times 15-20 \mu$) ;

— La *nasse* apicale (*n*) est très petite et formée de quatre bâtonnets courts, dressés, dont les sommets sont reliés par un tractus, également colorable ;

— La déhiscence (par « *Jack-in-box* » semble se produire de façon régulière vers le milieu de l'asque ;

— Les *ascospores* (Fig. N), allongées ($18 \times 6 \mu$), sont formées de deux ou quatre cellules uninucléées sub-égales. Leur rareté, dans nos échantillons, ne nous a pas permis d'étudier en détail leur paroi.

IV. — ESSAI D'INTERPRETATION DES ASCOCARPES DE L'*A. FALLAX* ET DE L'*A. SUBMICANS* ET COMPARAISON AVEC CEUX D'AUTRES ASCOMYCETES.

1. ESSAI D'INTERPRÉTATION : LES MYCOBIONTES DE L'*A. fallax* ET DE L'*A. submicans* SONT DES PYRÉNOMYCÈTES DOTHIDÉENS.

Du point de vue morphologique, les ascocarpes de l'*A. fallax* et de l'*A. submicans*, à contour circulaire et ostiole punctiforme, sont des *périthèces* typiques. Ils diffèrent l'un de l'autre par leurs dimensions, leur forme, la disposition et la morphologie des asques, la morphologie des ascospores. Ce sont là des différences d'ordre spécifique ; par contre l'ontogénie des périthèces et les asques sont nettement du même type.

Chez ces deux *Arthopyrenia*, les périthèces se développent à partir d'un *primordium ascostromatique*, dont les parties interne et basale se différencient de façon à donner un *carpocentre*, tandis que la périphérie forme un *toit stromatique* coiffant celui-ci. Il n'y a pas de *plancher stromatique* sous le carpocentre. Dans la suite du développement, celui-ci est remplacé par la cavité périthéciale et son contenu ; le toit stromatique, s'étendant le long des flancs du périthèce, constitue la *paroi périthéciale*.

Le carpocentre, d'abord plexiforme, est composé ensuite d'un système de *pseudo-paraphyses*, engendrées par les cellules d'un très mince *appareil sus-hyménial*, situé sur la face interne du toit stromatique. Dérivées de cellules du toit, les cellules génératrices des pseudo-paraphyses se modifient avant de produire celles-ci : une partie de leur paroi s'amincit et tend à disparaître. Entre les pseudo-paraphyses est logé l'*appareil sporophytique*. Chez l'*A. fallax*, le carpocentre est en outre pourvu d'une partie basale, qui constitue un *appareil sous-hyménial* et forme le plancher de la cavité périthéciale. Cet appareil n'existe pas chez l'*A. submicans* : chez lui, le plancher de la cavité est formé, d'ailleurs beaucoup plus tardivement, par les bases intriquées des pseudo-paraphyses. Mais cette différence est mineure. Le type de développement des périthèces est donc le même : il est nettement *ascoloculaire*.

Quant aux asques, ils sont, chez les deux espèces examinées ici, du type *bitunique-nassascé*.

Les Champignons de l'*A.fallax* et de l'*A.submicans* sont donc des *Pyrénomycètes ascoloculaires et bituniqués-nassascés*, c'est-à-dire des *Pyrénomycètes* « *Dothidéens* », *sensu* CHADEFAUD. Ils se rattachent au type *Pleospora* (*sensu* CHADEFAUD, 1960) par leurs pseudo-paraphyses, mais ils s'en écartent par la forme de leurs asques. En effet, ceux-ci sont en principe renflés à la base chez les *Pléosporales*, alors qu'ils sont cylindriques chez l'*A.fallax* et renflés dans leur partie supérieure chez l'*A.submicans*. De ce fait, ces derniers rappellent plutôt ceux des *Dothiorales*. Toutefois, chez d'autres espèces, comme l'*A.saxicola* Mass. et l'*A.rhyponota* Mass., les asques sont bien du type de ceux des *Pléosporales*, d'après les figures de von KEISSLER (1938). Ces données, en apparence contradictoires, conduisent à se demander si le galbe des asques suffit, dans tous les cas, à distinguer *Pléosporales* et *Dothiorales*.

Plusieurs particularités du développement, notamment la *réduction de l'ascostroma à un toit* coiffant le périthèce, réduction sur laquelle nous avons déjà insisté, et la disposition des pseudo-paraphyses et des asques, en particulier chez l'*A.fallax*, rappellent ce qui a été observé chez les *Pléosporales* de la famille des *Microthyriacées*, comme nous allons le voir.

Auparavant précisons que l'interprétation que nous venons de donner des périthèces de l'*A.fallax* et de l'*A.submicans* est semblable à celle que nous en avons proposée dans nos Notes précédentes. Nous avons seulement apporté quelques précisions supplémentaires et introduit certains termes nouveaux (primordium stromatique, appareils sus-hyménial et sous-hyménial), dont l'emploi nous a paru souhaitable, compte tenu de l'ensemble de nos observations sur les *Pyrénolichens*, et dont la définition a été précisée dans l'introduction.

2. COMPARAISON AVEC LES MICROTHYRIACÉES.

Les *Microthyriacées* sont connues par les travaux de THEISSEN (1913), de THEISSEN et SYDOW (1917), de HOEHNEL (1918), de DOIDGE (1920) et surtout d'ARNAUD (1918). Le développement de quelques-unes d'entre elles a été étudié par LUTTRELL (1944 et 1948).

D'après les figures que ces auteurs donnent de leurs périthèces, ceux-ci ont la forme d'un cône très surbaissé et sont pourvus d'un toit brun, à structure radiaire très nette. Ce toit, ou tectum, recouvre, tantôt un cycle de locules à asques, tantôt une locule unique, qui est globuleuse, allongée ou annulaire, et qui dans ce dernier cas entoure une columelle filamenteuse axiale.

Une telle locule annulaire rappelle très précisément celle de l'*A.fallax*, et s'observe, selon ARNAUD, chez le *Myiocopron crustaceum*, le *Maublancia myrtacearum*, l'*Asterinella puiggarii*, le *Microthyrium microscopium*. Dans la locule annulaire de tous ces Champignons, comme chez l'*A.fallax*, les asques sont couchés et orientés radialement, avec leurs sommets dirigés vers le futur ostiole.

Ainsi, les périthèces de l'*A.fallax* peuvent être rapprochés de ceux des Microthyriacées à locule annulaire. Il semble d'ailleurs en être de même de ceux d'autres Pyrénulacées, notamment le *Pyrenula coryli* Mass. et le *Microthelia macularis* Mass., chez lesquelles, selon les dessins de von KEISSLER (1938), on retrouve une disposition analogue des asques.

Les périthèces de l'*A.submicans* sont différents, car ils ont une locule globuleuse, dans laquelle les asques sont dressés. Mais on peut les rapprocher de ceux d'autres Microthyriacées, à locule également globuleuse et à asques pareillement dressés, par exemple les *Asterina*.

Selon CHADEFAUD (1960), les périthèces des Microthyriacées sont composés de ce qu'il nomme des pyrénosphères. Chez le *Rhipidocarpon javanicum*, plusieurs pyrénosphères concrescentes sont engendrées par un hypostroma intermatriciel, et elles s'allongent radialement. Chez les *Parmularia*, un cycle de pyrénosphères allongées et radiaires constituent de même l'ascocarpe, mais elles sont produites directement par le mycélium : l'hypostroma fait défaut. Chez les *Parmulina*, on retrouve un cycle analogue, mais les extrémités proximales des locules des pyrénosphères sont réunies entre elles, autour de la partie axiale de l'ascocarpe, par une locule annulaire. Chez les *Cycloschizon* n'existe plus que cette locule annulaire, mais les asques y sont encore dressés. On passe ainsi aux Microthyriacées à locule annulaire citées plus haut, chez lesquelles les pyrénosphères multiples du type ancestral sont complètement fusionnées en une pyrénosphère unique, à asques couchés dans une locule annulaire. Au stade suivant de l'évolution, l'ascocarpe n'a plus d'axe distinct : c'est une pyrénosphère à locule unique et globuleuse, et à asques dressés.

D'après cela, les périthèces des deux *Arthopyrenia* ici étudiés sont des pyrénosphères évoluées à locule encore annulaire et asques encore couchés chez l'*A.fallax*, à locule ronde et asques dressés chez l'*A.submicans*. Les données ontogéniques de LUTTRELL relatives aux deux Microthyriacées : *Myiocopron smilacis* (1944) et *Ellisiodothis inquinans* (1948), sont en accord avec ces conclusions et permettent de les préciser. Dans les deux cas, il apparaît d'abord, à la surface de l'hôte, une lame stromatique à structure radiaire. Celle-ci s'épaissit sur sa face profonde et croît radialement pour donner un disque stromatique, dont la partie centro-basale se transforme en un carpocentre, sous lequel il n'y a pas de plancher stromatique. Cela est tout à fait analogue à ce que nous avons observé aux stades I et II du développement de l'*A.fallax*, mais chez celui-ci, comme l'ébauche se différencie dans le thalle, sous plusieurs assises de liège, nous ne pouvons préciser si la croissance du massif stromatique est vraiment radiale.

Ensuite, toujours selon LUTTRELL, certaines des cellules du carpocentre se transforment en cellules ascogoniales, autour desquelles les autres font place à une cavité. Au plafond de celle-ci, une couche de cellules se différencient ; leur ensemble forme un très mince appareil sus-hyménial aplati, à partir duquel se développent des pseudo-paraphyses à allongement basipète. Sur le substrat, leurs extrémités se recourbent vers l'axe de la fructification, puis s'intriquent et constituent une couche plectenchymateuse sous-hyméniale. Les choses se

passent donc comme chez l'*A. submicans*, où nous avons vu le carpocentre faire place à une locule à asques dont le plafond porte un très mince appareil sus-hyménial, générateur des pseudo-paraphyses, et dont le plancher est constitué par les extrémités entremêlées de celles-ci. Par contre, chez l'*A. fallax*, c'est la base du carpocentre qui forme le plancher de la locule. Il y aurait là une différence, non seulement avec l'*A. submicans*, mais aussi avec les Microthyriacées étudiées par LUTTRELL. Toutefois, cette différence n'est sans doute pas fondamentale.

En ce qui concerne la croissance du toit stromatique, elle paraît très nettement marginale chez les Microthyriacées, où la structure radiaire reste apparente sur toute la périphérie, qui est plus tardivement formée. Chez l'*A. fallax* nous n'avons pu observer l'organisation du tectum, pour les raisons déjà indiquées ; il en a été de même chez l'*A. submicans* ; des coupes horizontales de périthèces ne nous ont pas permis d'éclaircir ce point. Par contre la croissance marginale du carpocentre est manifeste chez l'*A. fallax*, notamment au stade IV où nous avons décrit une zone annulaire de croissance marginale, comparable à la péribase des Lécánorales et des Graphidales. Remarquons qu'à ce stade le carpocentre croît plus vite que le toit stromatique, qui reste mince sur les flancs. Cela est vrai aussi chez l'*A. submicans*, au stade IV. Une telle dyschronie n'apparaît pas chez les Microthyriacées.

Rappelons enfin que les Microthyriacées ont, comme l'*A. fallax* et l'*A. submicans*, des asques du type *bitunique-nassascé*, s'ouvrant par le mécanisme du « Jack-in-box ». Toutefois ces asques sont du type des Pléosporales.

3. CONCLUSION.

Ainsi les Champignons de l'*A. fallax* et de l'*A. submicans*, qui sont tous deux des Pyrénomycètes ascoloculaires à asques du type *bitunique-nassascé*, sont probablement *étroitement apparentés* entre eux. Ils présentent aussi de grandes ressemblances avec les Microthyriacées, par l'organisation de leurs périthèces. Par contre ils rappellent les Dothiorales par la morphologie de leurs asques. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces remarques paraissent contradictoires ; elles ne permettent pas d'envisager avec certitude l'existence d'une véritable parenté entre les deux *Arthopyrenia* étudiés et les Pléosporales d'une part, ou les Dothiorales, d'autre part. On peut en effet toujours craindre que les ressemblances qui se dégagent de la comparaison des périthèces et des asques de ces Champignons soient le fait d'une *convergence* de leurs évolutions avec celle des Microthyriacées.

CHAPITRE II

LES PYRÉNOLICHENS A PSEUDO-PARAPHYSES ET A PRIMORDIUM PÉRITHÉCIAL SEMI-ASCOSTROMATIQUE

I. — ETUDE DU *VERRUCARIA CONTROVERSA* MASS.

Le *Verrucaria controversa* Mass. est un Pyrénolichen crustacé calcicole à thalle épilithique brun noir, aréolé (Fig. 12, A). Chaque aréole thalline est mince (50 à 80 μ en moyenne) et repose sur un hypothalle au contraire épais (jusqu'à 300 μ). Dans la zone gonidiale les hyphes fungiques forment un prosenchyme dont les filaments sont parfois indistincts, ce qui donne une structure paraplectenchymateuse. Les périthèces sont très légèrement proéminents à la surface du thalle, où s'ouvre leur ostiole qui est punctiforme. Il s'en développe le plus souvent un seul par aréole. Leur paroi est brune et mince, sauf autour de l'ostiole, où elle forme un involucre évasé. Leur cavité contient des asques nombreux, renfermant chacun à maturité huit ascospores hyalines, et quelques paraphyses grêles. Elle se prolonge par un canal ostiolaire garni de périphyces.

Les échantillons étudiés provenaient du massif de Marseillevyre (Bouches-du-Rhône).

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *V. controversa*.

Ce développement nous a paru comporter sept stades successifs, dont le premier est celui du primordium du périthèce, le dernier celui du périthèce adulte, et les autres ceux de l'ébauche périthéciale en cours d'évolution.

STADE I : *Le primordium du périthèce.*

Ce stade nous a malheureusement échappé, mais d'après les stades suivants on peut penser que le primordium du périthèce est constitué par un petit massif palissadique, formé d'hyphes subverticales, différencié dans la partie inférieure d'une aréole thalline.

La structure de ce massif ne serait pas profondément différente de celle de la couche gonidiale du thalle, elle aussi palissadique, mais elle serait dépourvue de gonidies.

STADE II : *L'ébauche périthéciale au début de son évolution ; le carpocentre* (Fig. 13, A et B).

La plus jeune des ébauches observées (Fig. A) était située, comme sans doute le primordium dont elle dérivait, dans la partie inférieure d'une aréole thalline.

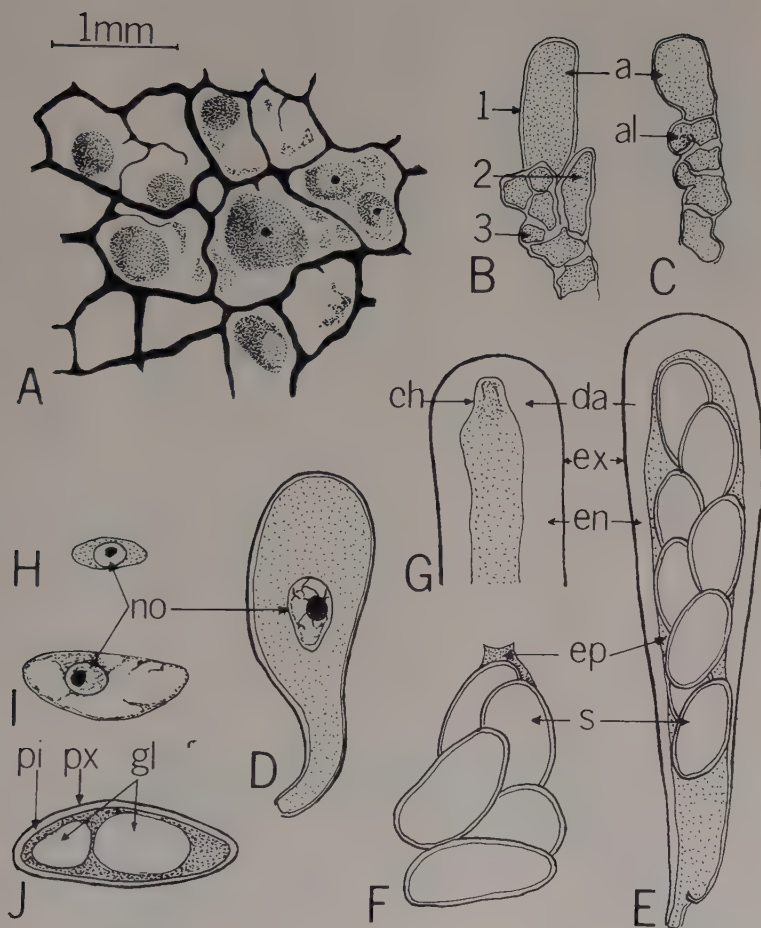


FIGURE 12. — Le thalle, les aques et les ascospores du *Verrucaria controversa*.

A : fragment de thalle fructifié.

B et C : hyphes ascogènes.

D à G : asques (X 1100). D : asque jeune ; E : asque adulte et F : déhiscent :

G : sommet d'asque.

H à J : ascospores à différents stades (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. A à F, et J) ; vert Visba (fig. G) ; hématoxyline (fig. H et I).

a : asque ; al : anse latérale ; ch : chambre oculaire ; da : dôme apical ; en : endoascus ; ep : épiplasma ; ex : exoascus ; gl : globule lipidique ; no : noyau ; pi : couche interne et px : couche externe de la paroi sporale ; s : ascospore.

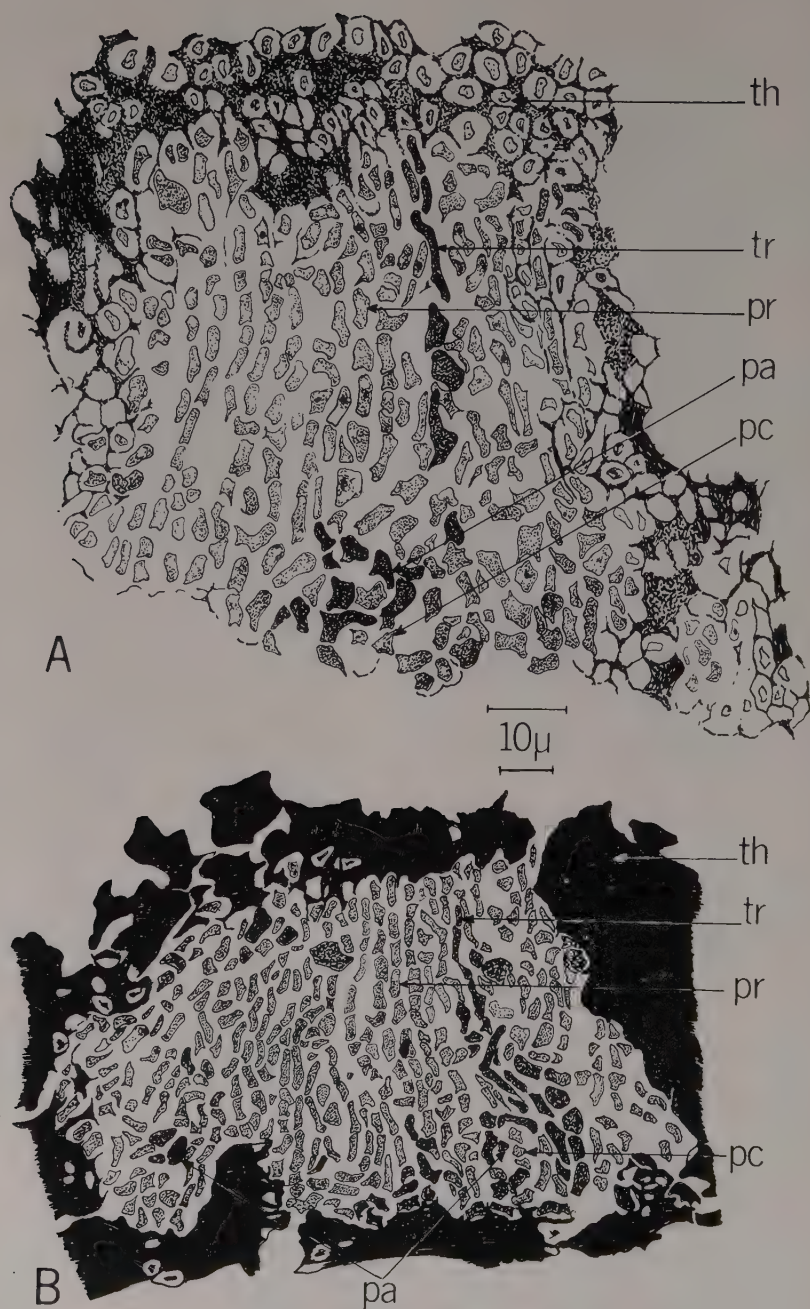


Fig. 13. — *Verrucaria controversa* Mass.

A ce stade, l'ébauche périthéciale est approximativement cubique, avec une arête de 70 μ environ. Le cortex thallin (*th*) qui la coiffe est exclusivement fungique et a une structure paraplectenchymateuse. Elle-même se distingue nettement des aréoles stériles du thalle parce qu'elle est dépourvue de gonidies et composée de deux formations fungiques bien distinctes, savoir :

1. une *formation palissadique* (*pr*), formée d'hyphes subverticales, relativement éosinophiles, comme celles des parties stériles du thalle. Cette formation constitue la majeure partie de l'ébauche ; elle doit dériver directement du primordium, que nous avons supposé lui aussi palissadique, et en cela comparable à la couche gonidiale du thalle ;

2. un *massif piriforme*, inclus dans la partie centro-basale de la palissade, et formé lui-même de deux éléments : a) un *peloton ascogonial* (*pa*), composé de cellules isodiamétriques, fortement sidérophiles, et surmonté d'un *trichogyne* (*tr*) également sidérophile, sub-vertical, cloisonné en cellules allongées et intercalé entre les hyphes de la palissade ; b) un système de courts filaments (*pc*), qui accompagnent le peloton ascogonial et sont formés de cellules claires, comme celles de la palissade, dont ils sont probablement issus. En volume, le peloton constitue à ce moment la partie essentielle du massif. N'ayant pas observé le stade primordial, nous ne pouvons malheureusement pas dire s'il était déjà ébauché à ce stade, ou s'il ne s'est formé que plus tard.

On pourrait penser que la formation palissadique représente un petit *ascostroma*, comparable par sa structure aux *pyrénosphères* palissadiques de divers Pyrénomycètes Dothidéens (cf. PARGUEY-LEDUC, 1966-67). Dans cette pyrénosphère, le massif piriforme, formé par le peloton ascogonial et les filaments qui l'accompagnent, représenterait alors à lui seul le *carpocentre*.

Mais les stades suivants du développement semblent conduire à une autre interprétation : la formation palissadique serait une formation semi-ascostromatique, et le primordium serait donc un *semi-ascostroma*, à la façon de celui des Lécánorales typiques ; ensuite ce semi-ascostroma se transformerait presque tout entier en un *carpocentre*, avec dans celui-ci l'appareil ascogonial, puis l'appareil sporophytique qui en dérive. Nous disons *presque* tout entier, parce qu'il arrive que les hyphes de la périphérie du massif primordial ne s'incorporent pas toutes au carpocentre. Dans ce cas, elles représenteraient une *enveloppe primaire* rudimentaire, mais il s'agit toujours de très peu de chose.

Selon cette seconde interprétation, le massif piriforme ne serait que la partie fertile du carpocentre, et non le carpocentre tout entier.

FIGURE 13. — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.

A et B : stade II, l'ébauche périthéciale au début de son évolution ; le carpocentre.

pa : peloton ascogonial ; *pc* : filaments différenciés entourant le peloton ascogonial ; *pr* : formation palissadique primordiale ; *th* : élément du thalle ; *tr* : trichogyne.

Dans ce qui va suivre, c'est cette seconde interprétation que nous admettrons.

Parfois l'ébauche à ce stade est beaucoup plus volumineuse. Sur la figure B, elle est tronconique (125 μ à la base, 70 μ au sommet ; hauteur : 85 μ) et contient deux massifs fertiles.

STADE III : *L'extension de la partie fertile du carpocentre* (Fig. 14, A).

Ce stade est marqué par l'extension de la partie fertile du carpocentre. Sa partie basale, renflée, s'accroît plus fortement en hauteur (h. : 50 μ) qu'en diamètre (diam. : 35 μ). Les cellules ascogoniales (*as*), toujours fortement sidérophiles, sont apparemment uninucléées. Celles des filaments clairs qui les accompagnaient au stade précédent sont beaucoup plus nombreuses et forment un *plexus* (*pc*).

Autour du massif fertile ainsi constitué, les hyphes de la palissade primordiale demeurent inchangées, mais par suite de l'accroissement de ce massif la structure palissadique devient moins nette. Elle n'est bien conservée qu'à la périphérie. Vers l'intérieur les hyphes, comprimées les unes contre les autres, forment autour de la base renflée du massif fertile un *manchon pleural* (*mc*). Au-dessus, elles s'élèvent obliquement et composent un faisceau (*fc*) divergent vers le haut. Avec le massif fertile, ce manchon et ce faisceau constituent le *carpocentre*.

Vers l'extérieur, les hyphes palissadiques qui ne sont pas incorporées au manchon représentent, selon la seconde des interprétations formulées plus haut, une enveloppe primaire. Toujours très réduite et pouvant faire défaut, elle est pratiquement négligeable.

STADE IV : *La formation de la cavité périthéciale* (Fig. 14, B et Fig. 15, A et B).

À ce stade, l'ébauche s'est accrue en hauteur (125 μ , base : 90 μ). Au centre, le *massif fertile* est bien distinct. Les cellules ascogoniales (*as*) n'y sont plus aussi sidérophiles que précédemment. Le trichogyne (*tr*) régresse ; comme nous ne l'avons jamais vu atteindre la surface du thalle, il est probable qu'il n'est pas fonctionnel. Dans le plexus (*pc*), les cellules paraissent souvent binucléées ; celles de la base sont disposées en files sub-horizontales et forment une sorte de *coupe carpocentrale*, qui deviendra une *coupe sous-hyméniale* (*bc*).

Autour de la partie apicale étroite du massif fertile, entre celui-ci et les filaments les plus internes de la palissade, s'ébauche la *cavité périthéciale* (*v*). À ce stade, elle est presque entièrement remplie de courts filaments intrathéciaux (*q*) qui partent de la palissade et s'allongent dans la cavité, où ils ont leur extrémité libre. Ces filaments, vraisemblablement engendrés par la palissade, sont comparables à des pseudo-paraphyses ou à des périphyces, comme on le verra au stade suivant. Les premiers formés se détachent du manchon pleural (*mc*) ; les suivants sont situés plus haut. Leur orientation est horizontale dans la partie inférieure de la cavité périthéciale ; plus haut elle est plongeante, d'abord obliquement, puis presque verticalement.

Dans l'ébauche représentée par la figure 14 B, on remarque une disposition aberrante : il y a une dissymétrie très nette entre les deux

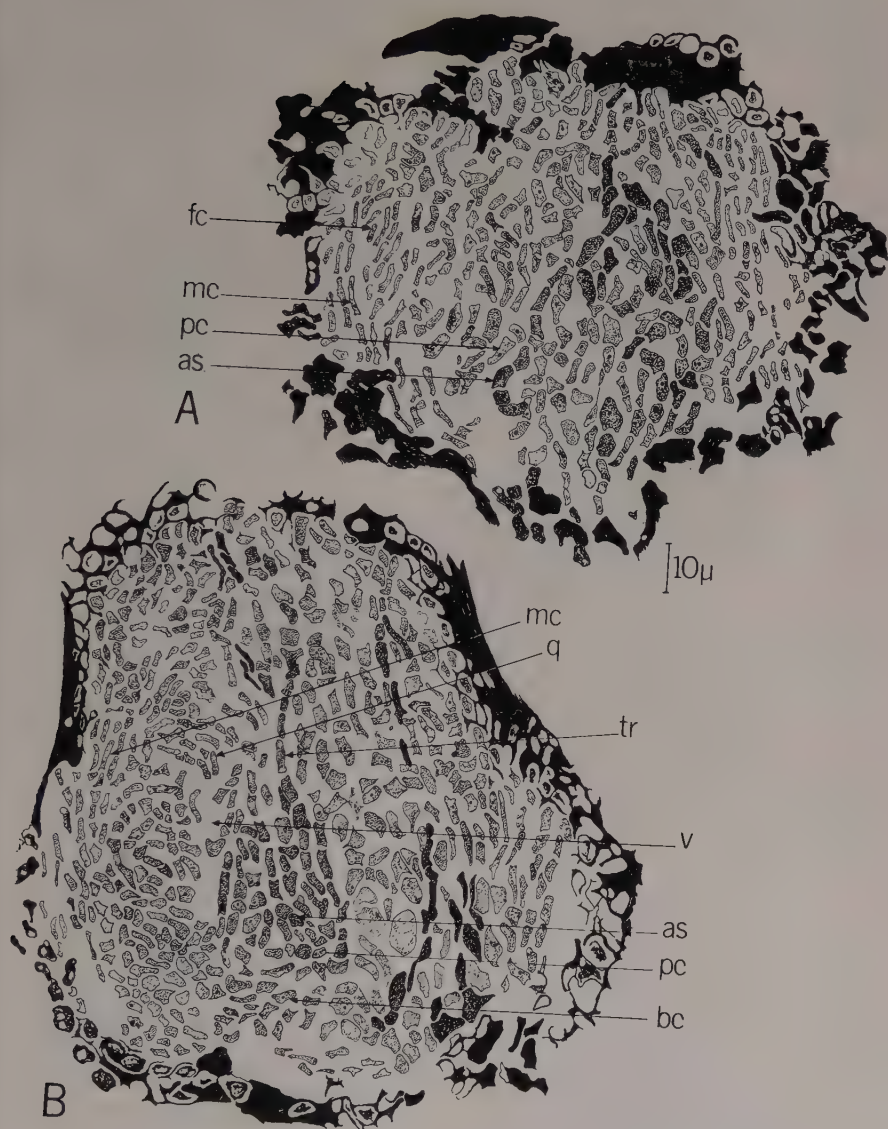


FIGURE 14. — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.

A : stade III, l'extension de la partie fertile du carpocentre.

B : stade IV, la formation de la cavité périthéciale (début).

as : élément de l'appareil ascogonial ; bc : partie basale du carpocentre ; fc : faisceau formé par le sommet de la palissade ; mc : manchon pleural ; pc : plexus carpocentral ; q : filament intrathécial ; tr : trichogyne ; v : cavité périthéciale.

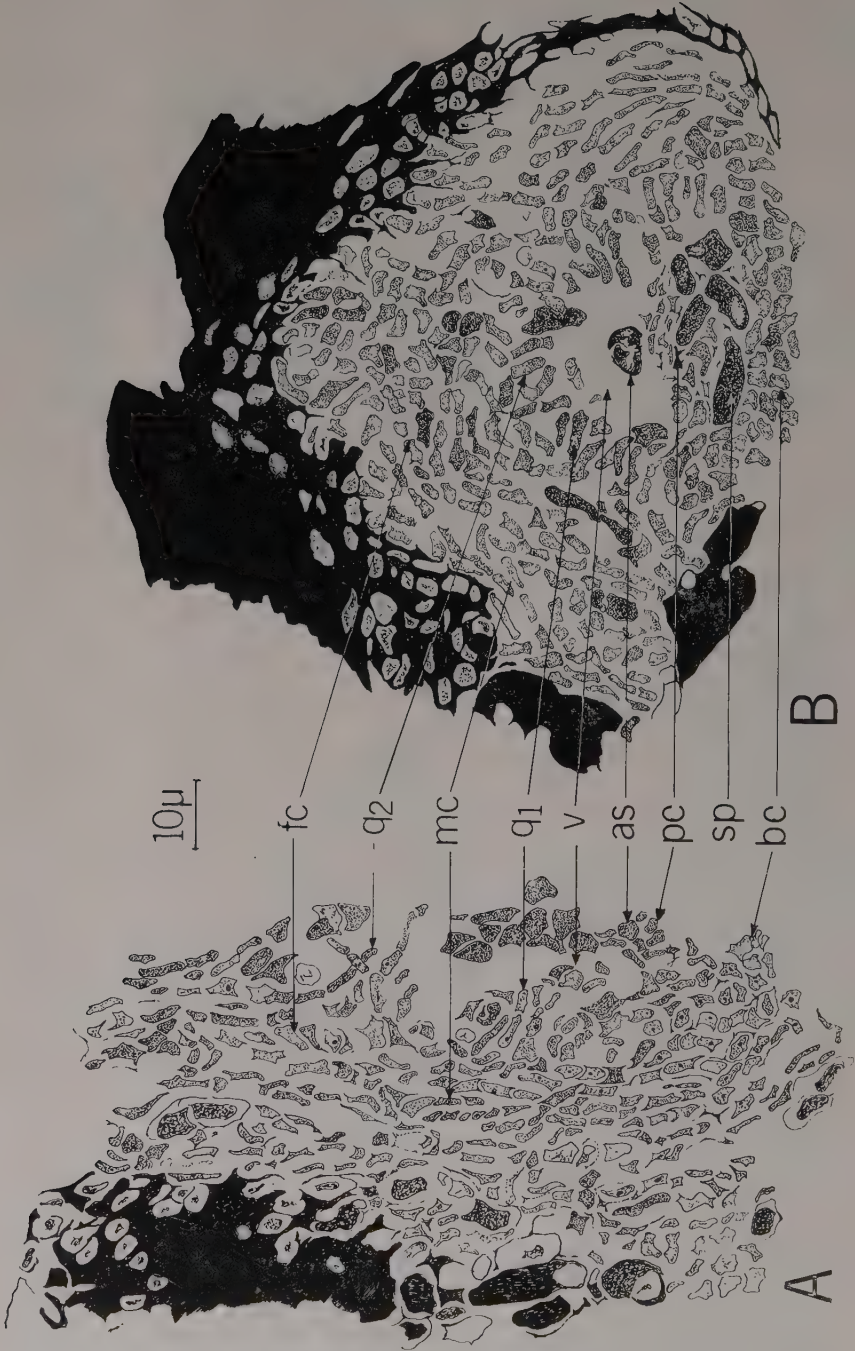


Fig. 15. — *Verrucaria controversa* Mass.

moitiés de la jeune fructification, de part et d'autre d'un plan axial perpendiculaire à la surface du thalle. A gauche, la cavité périthéciale est esquissée, les premiers filaments intrathéciaux y sont formés ; à droite la palissade est encore régulière, mais traversée par des hyphes ascogoniales en voie de dégénérescence. Cette ébauche devait contenir initialement deux archicarpes, mais un seul s'est développé ; l'autre est en train de disparaître et sa présence doit inhiber l'évolution normale de la palissade qui l'entoure.

Dans d'autres ébauches observées à un stade équivalent, les filaments intrathéciaux garnissent au contraire toute la cavité.

Le stade IV est donc marqué par la *différenciation de la cavité périthéciale à l'intérieur du carpocentre* et le développement de filaments intrathéciaux dans cette cavité au fur et à mesure de sa formation.

A la fin de ce stade (Fig. 15, B), la cavité périthéciale (*v*) est plus grande et l'organisation de l'ébauche est plus claire. Le *plancher* de la cavité est formée par la *coupe carpocentrale* (*bc*) qui, dérivée de la base du plexus carpocentral, représente un *appareil sous-hyménial*. Le reste du plexus (*pc*) forme une masse convexe, peu élevée, qui contient des cellules sidérophiles de deux sortes : les unes, étirées, doivent être celles de l'*appareil ascogonial* (*as*) en voie de disparition ; les autres, volumineuses, appartiennent sans doute aux *hyphes sporophytiques* (*sp*) qui en dérivent.

La partie supérieure de la cavité est garnie de filaments intrathéciaux. Sur la figure 15 A, leurs rapports de continuité avec les cellules internes de la palissade apparaissent clairement, aussi bien sur les flancs (*q1*) qu'au sommet (*q2*). L'ensemble de la palissade carpocentrale forme à ce stade un *cône creux* qui coiffe la cavité périthéciale et représente un *appareil sus-hyménial*.

A ce moment, la cavité périthéciale est la future *locule à asques*, autour de laquelle les appareils sous- et sus-hyménial sont les deux parties d'une *garniture périloculaire* comparable à celle des Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*.

STADE V : *L'extension de la cavité périthéciale* (Fig. 16, A et B).

A ce stade l'ébauche devient beaucoup plus volumineuse et nettement conique (Fig. A : base = 80 μ , h = 100 μ et Fig. B : base = 130 μ , et h = 150 μ). Le sommet du cône sus-hyménial, que recouvre le cortex supérieur du thalle (*th*), se transforme en un plexus (*ptc*), formé d'hyphes entremêlées. Ce plexus sommital donnera plus tard la base du col du périthèce. Selon son axe commence à se creuser le

FIGURE 15. — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.

A et B : stade IV, la formation de la cavité périthéciale (suite).

as : élément de l'appareil ascogonial ; *bc* : coupe carpocentrale ; *fc* : faisceau formé par le sommet de la palissade ; *mc* : manchon pleural ; *pc* : reste du plexus carpocentral ; *q1* : filament intrathécial porté par les flancs et *q2* : par le sommet, de la palissade ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *v* : cavité périthéciale.

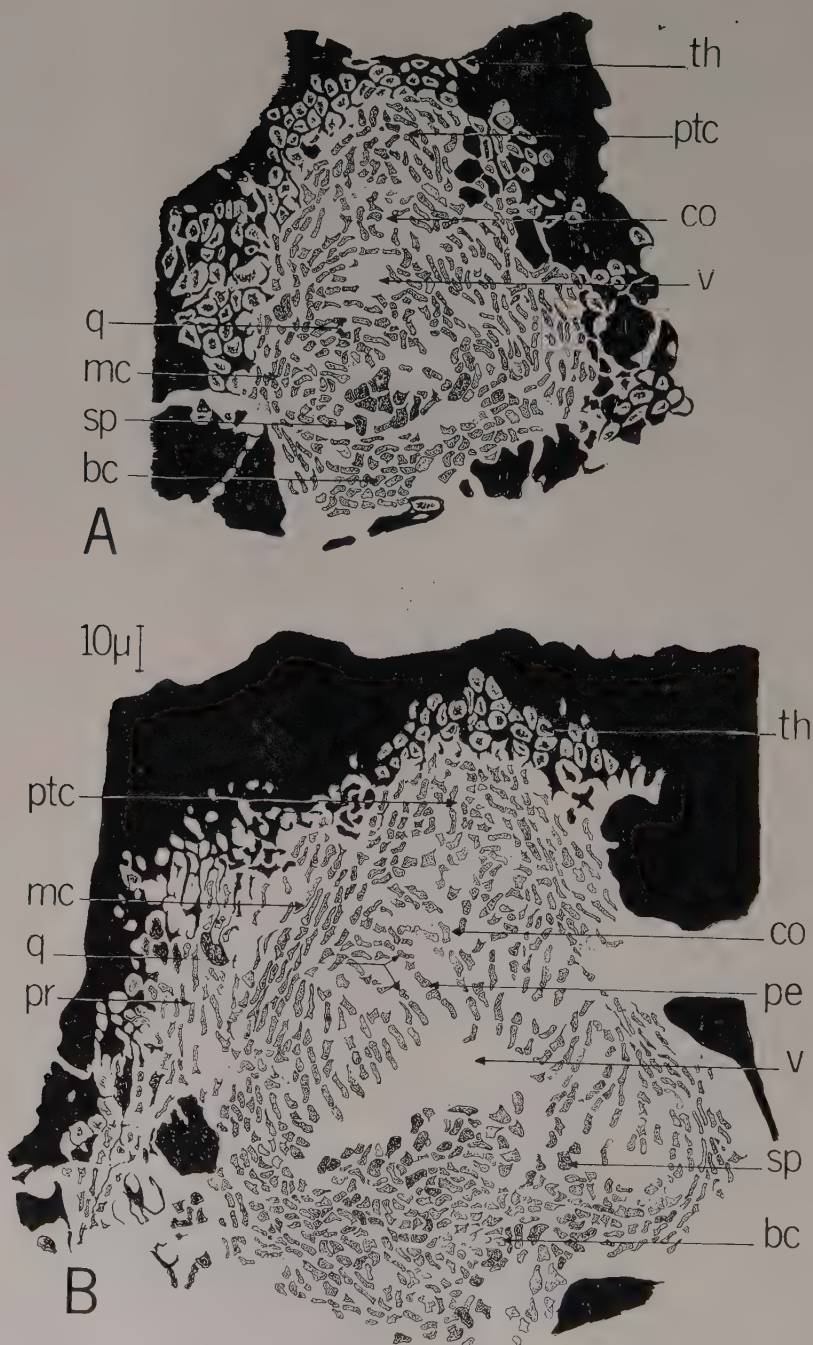


Fig. 16. — *Verrucaria controversa* Mass.

canal ostiolaire (*co*), qui prolonge vers le haut la cavité périthéciale (*v*), mais est beaucoup plus étroit que celle-ci.

Dans la partie inférieure du cône, le manchon pleural (*mc*), autour de la cavité périthéciale, demeure au contraire bien distinct, mais il s'allonge, du fait d'un fort étirement de ses cellules, et peut-être aussi de leur multiplication. Il demeure garni intérieurement de filaments intrathéciaux. Autour de ce manchon, si les filaments les plus externes de la palissade (*pr*) n'y sont pas incorporés (Fig. B), ils sont eux-mêmes étirés ; cela met en évidence les forces de tension qui s'exercent au cours de la croissance.

Les filaments intrathéciaux sont beaucoup plus nombreux et plus longs qu'au stade IV, mais ils ne garnissent que la partie supérieure de la cavité périthéciale. Leur disposition dans cette cavité change : ceux du bas (*q*), qui étaient horizontaux, deviennent plongeants et presque verticaux ; les suivants (*pe*), dans le canal ostiolaire, sont obliques puis presque horizontaux, avec leur extrémité dirigée vers l'axe de ce canal. Ce changement de disposition semble résulter d'une action mécanique liée à l'extension radiale de la partie inférieure de la cavité périthéciale dont le diamètre atteint 85 μ . Quand il est réalisé, les filaments intrathéciaux du canal deviennent des *périphyses* typiques ; ceux de la cavité périthéciale ont l'allure de *pseudoparaphyses* ; entre les deux, il n'y a pas de limite nette.

La coupe sous-hyméniale (*bc*) s'élargit en même temps que la cavité périthéciale. Son extension paraît se produire en grande partie sur sa marge, formée de filaments qui sont dans le prolongement de ceux du manchon, mais qui se distinguent de ces derniers par l'absence de toute ramification vers l'intérieur.

L'appareil sporophytique (*sp*), logé dans la masse convexe qui garnit le fond de la cavité périthéciale, est représenté par des cellules pour la plupart fortement sidérophiles, dont nous n'avons pas pu reconnaître l'arrangement.

STADE VI : La formation du sommet du col et de l'ostiole (Fig. 17, A et B).

Au cours du sixième stade, le périthèce grossit encore sensiblement, et le sommet du col se différencie (Fig. A). Le revêtement thallin qui coiffait l'ébauche s'amenuise ; ses éléments sont dissociés, puis éliminés. Le plexus sommital du cône sus-hyménial se transforme en un faisceau d'hyphes (*ctc*), qui prolongent celles du manchon pleural (*mc*), couronnent celui-ci et atteint la surface du thalle. Il s'y ajoute des cellules isolées du cortex thallin (*th*), et le tout forme le col du

FIGURE 16. — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.

A et B : stade V, l'extension de la cavité périthéciale.

bc : coupe sous-hyméniale ; *co* : canal ostiolaire ; *mc* : manchon pleural ; *pe* : filament du canal ostiolaire ; *pr* : élément de la palissade primordiale ; *ptc* : plexus formé par le sommet du cône sus-hyménial ; *q* : filament plongeant ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.



FIGURE 17. — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.
 A et B : stade VI, formation du sommet du col et de l'ostiole (A : région
 sommitale, et B : région basilaire, d'un périthèce),
 bc : coupe sous-hyméniale ; co : canal ostiole ; ctc : couronne sommitale
 du cône sous-hyménial ; mc : manchon pleural ; q : filament plongeant ; sp :
 élément de l'appareil sporophytique ; th : élément du thalle ; v : cavité péri-
 théciale.

périthèce, traversé par le *canal ostiolaire* (*co*). Finalement l'*ostiole* se perce au sommet de ce canal et les hyphes internes du faisceau deviennent des *périphyces péri-ostiolaires*.

La *cavité périthéciale* s'agrandit encore dans sa partie inférieure, en direction radiale, pour atteindre 110 μ de diamètre. Les *cellules sporophytiques* (*sp*) sont groupées en un dôme, saillant au centre de la cavité (*v*) et aminci vers la périphérie (Fig. B). A la fin du stade apparaissent des hyphes sidérophiles dressées, qui sont des *hyphes ascogènes*.

Le centre de la *coupe sous-hyméniale* (*bc*) devient paraplectenchymateux ; sa périphérie demeure au contraire formée de filaments distincts, à longues cellules, en continuité vers le haut avec ceux du manchon pleural (*mc*) (Fig. B).

STADE VII : Le *périthèce adulte* (Fig. 18, A et B).

Dans le périthèce adulte, la *cavité périthéciale* devient tronconique (Fig. A), puis presque sphérique (Fig. B), parce que le rétrécissement du col s'efface progressivement, à partir de la base de celui-ci. En même temps la croissance radiale se poursuit et le diamètre final devient, dans la région équatoriale, de l'ordre de 350 μ .

Dans le fond de la cavité (*v*) se forment des *asques* (*a*). A la fin ils sont très nombreux et remplissent la partie inférieure de la cavité. On les y trouve à différents stades de leur développement, et les plus jeunes peuvent apparaître entre les premiers formés, ce qui est l'indice d'un accroissement intercalaire de l'hyménium. Ils sont accompagnés de quelques filaments grêles (*p*) qui sont des *paraphyses vraies*, portées par l'*appareil sous-hyménial* (*bc*) qui est donc *paraphysogène*.

La partie supérieure rétrécie de la cavité est constituée par le canal ostiolaire (*co*), maintenant élargi. Elle est garnie de *périphyces* (*pe*). Celles du sommet sont les rameaux internes de la couronne formée par le sommet de l'appareil sus-hyménial. Celles du bas (*q*), analogues à des *pseudo-paraphyses*, ne sont plus nombreuses, car la plupart ont été éliminées.

La *paroi* de la cavité est formée par la coupe sous-hyméniale (*bc*), qui représente la base du massif fertile du carpocentre, et par le manchon pleural (*mc*) et les hyphes externes de la couronne, qui dérivent du cône sus-hyménial (*ctc*). Elle représente donc une *enveloppe carpocentrale* ; celle-ci est parfois doublée par une enveloppe primaire très rudimentaire, ainsi qu'on l'a vu plus haut. Elle est colorée en brun par une substance pigmentaire, qui revêt les parois de ses cellules. Son sommet, légèrement saillant à la surface du thalle, constitue un involucre péri-ostiolaire.

2. L'APPAREIL SPOROPHYTIQUE ET LES ASQUES DU *Verrucaria controversa* (Fig. 12, B à J).

L'étude de cet appareil et des asques n'a pu être aussi précise et complète que nous le souhaitions à cause de difficultés inhérentes au

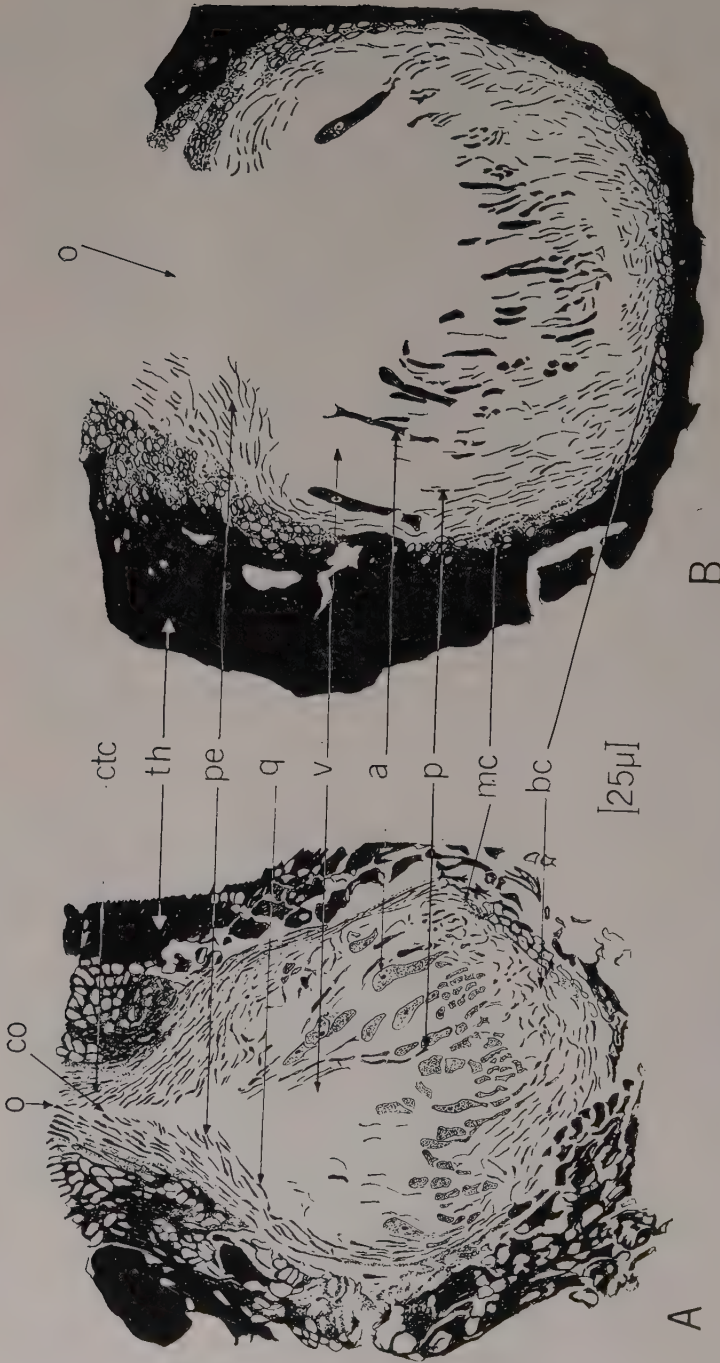


FIGURE 18 — Développement des périthèces du *Verrucaria controversa*.
 A et B : stade VII, le périthèce adulte.
 a : asque; bc : coupe sous-hyméniale; co : canal ostiolaire; ctc : couronne
 sommitale du cône sous-hyménial; mc : manchon pleural; o : ostiole; p :
 paraphyse; pe : périphyse; q : pseudo-paraphyse; th : élément du thalle
 (zone nécrée jouxtant le périthèce); v : cavité périthéciale.

matériel étudié et résultant de la présence d'une sorte de gelée qui entoure tous les éléments contenus dans la cavité périthéciale. Cette substance présente une résistance telle à l'écrasement que si celui-ci est modéré, il ne suffit pas à séparer les constituants les uns des autres, tandis que s'il est plus intense il les déchire. De plus elle gêne la pénétration des colorants. Aussi avons-nous pu étudier seulement les hyphes ascogènes, les asques jeunes et les ascospores.

Les *hyphes ascogènes* (Fig. 12, B et C), sont dressées et ont le caractère de filaments dangeardiens à anses latérales (*al*). Leur cellule terminale (en 1) est une *cellule ascogène*. Celles qui la précèdent peuvent également produire des asques, par bourgeonnement latéral. Ce bourgeonnement s'effectue sur les anses latérales. Tantôt le bourgeon est lui-même ascogène (en 2, Fig. B), tantôt il forme un rameau latéral, ascogène à son extrémité (en 3, Fig. B).

Les *asques jeunes* (Fig. D), encore uninucléés, sont en forme de massue ; leur partie inférieure s'élargit progressivement à partir de la base ; leur sommet est aplati. Leur paroi est partout mince. Leur noyau (*no*) est volumineux et de forme allongée ($7 \times 5 \mu$ environ), pourvu d'un gros nucléole et d'un réseau chromatique lâche. Les asques plus âgés (Fig. E) deviennent approximativement cylindriques ($60-70 \times 15-20 \mu$) et leur paroi s'épaissit, surtout au sommet. Après la formation des ascospores, elle n'est plus visible, du moins dans nos préparations, où nous avons vu seulement des groupes de spores entourées par des traînées d'épiplasma (*ep*) (Fig. F). Cela peut tenir à une gélification de la paroi des asques, mais il est possible aussi que ce soit le résultat d'un phénomène de « Jack-in-box », au cours duquel le contenu des asques sort de leur paroi, et que la pression exercée pour réaliser la préparation a déclenché.

Selon la règle, on distingue dans la paroi ascale un mince *exoascus* (*ex*) et un *endoascus* (*en*). Au sommet de l'asque, l'*appareil apical* nous a paru se réduire à un *dôme apical* (*da*) formé par la partie sommitale épaissie de l'endoascus. Au sommet, ce dôme est percé d'une chambre oculaire (*ch*) plus ou moins distincte, contenant un prolongement de l'épiplasma (Fig. G). Latéralement, ses bords s'aminçissent progressivement et sont dépourvus de limite nette. Cela paraît indiquer une structure *bituniquée*.

Les *ascospores*, au nombre de huit par asque, sont unicellulaires et ellipsoïdales, avec les dimensions suivantes : $24-28 \mu$ selon le grand axe, $11-17 \mu$, selon l'axe perpendiculaire. Elles sont pourvues d'un noyau (*no*) unique, de 3μ environ de diamètre, situé au centre de la spore jeune (Fig. H), puis repoussé dans le cytoplasme pariétal (Fig. I), par suite de la formation de globules lipidiques (*gl*), dont le nombre et la taille sont variables, mais qui remplissent presque complètement la cellule sporale définitive (Fig. J). La paroi est relativement épaisse, hyaline et comporte deux couches distinctes : une couche externe (*px*) mince, rigide, réfringente et une couche interne (*pi*), plus épaisse et mate.

3. INTERPRÉTATION DU PÉRITHÈCE DU *V. controversa* ET COMPARAISONS.A - INTERPRÉTATION MORPHOLOGIQUE DES PÉRITHÈCES DU *V. controversa*.

En décrivant le deuxième stade du développement de ce périthèce, nous avons dit que le massif palissadique primordial, par lequel il débute, est comparable, par sa structure, aux pyrénosphères palissadiques, de nature ascostromatique, de divers Pyrénomycètes ascoloculaires, mais qu'il nous paraît représenter plutôt seulement un *semi-ascostroma* parce que sa structure est peu différente de celle du thalle. Ensuite il se transforme presque totalement en un carpocentre. Cette interprétation doit être maintenant justifiée.

Pour cela, considérons tout d'abord l'évolution de la partie du massif palissadique qui se transforme en ce que nous avons appelé l'appareil sus-hyménial. On se rappelle qu'elle forme, à la fin du stade IV, un *cône creux* qui coiffe la cavité périthéciale et est garni sur sa face interne de *filaments intrathéciaux* analogues à des *pseudo-paraphyses*. Son sommet donne ensuite, au stade VI, l'*appareil ostiole*. Puis elle constitue la *paroi* de la partie supérieure du périthèce adulte. Par ces transformations successives, elle rappelle la *cloche sus-hyméniale* décrite chez certaines Nectriales par DOGUET (1956), et que CHADEFAUD (1960) et PARGUEY-LEDUC (1966-67) retrouvent chez divers autres Pyrénomycètes. Celle-ci, qui est parfois remplacée par un *cône sus-hyménial* (PARGUEY-LEDUC, 1967) produit en effet, vers le bas, des pseudo-paraphyses et, vers le haut, le col du périthèce. Elle représente la partie supérieure de la *garniture périloculaire*. Or celle-ci est formée, chez ces Champignons, par la partie périphérique du carpocentre. L'appareil sus-hyménial du *V. controversa* nous paraît donc représenter, lui aussi, la *partie supérieure d'un carpocentre*.

Chez les Pyrénomycètes à garniture périloculaire, celle-ci comprend aussi un *ménisque sous-hyménial* (ou un *disque sous-hyménial*), qui sert de *plancher* à la cavité périthéciale et peut être *paraphysogène*. Chez le *V. controversa*, le plancher de cette cavité est formé par un *appareil sous-hyménial* en forme de coupe, qui produit tardivement quelques paraphyses vraies et représente donc la *partie inférieure du carpocentre*.

Ainsi la quasi-totalité de l'ébauche périthéciale du *V. controversa* devient, au stade II, un *carpocentre*, qui constitue, à lui seul, la *quasi-totalité* du périthèce. Seuls quelques filaments périphériques du primordium palissadique peuvent ne pas être incorporés à ce carpocentre, autour duquel, quand ils existent, ils représentent une enveloppe primaire, toujours minime. Dans le carpocentre, un massif fertile contient l'appareil ascogonial, puis l'appareil sporophytique ascogène. Autour, le reste du carpocentre constitue une *garniture périloculaire* dont la couche la plus externe se différencie en une *enveloppe carpocentrale*, qui devient la paroi périthéciale. La cavité périthéciale est une locule à asques qui se forme entre le massif fertile et cette garniture.

B - COMPARAISONS ET DISCUSSION.

Par leur développement, les périthèces du *V. controversa* sont ainsi très semblables à ceux des Pyrénomycètes ascoloculaires pyrénosphériens. Toutefois ils présentent aussi des caractères particuliers. Aussi devons-nous les comparer de façon plus serrée aux ascocarpes de ces Pyrénomycètes, et aussi à ceux de divers autres Ascomycètes, qu'ils rappellent par certaines de ces particularités.

1) *La structure et le devenir du primordium.*

Dans l'ébauche périthéciale, l'essentiel du carpocentre est d'abord palissadique. C'est pourquoi nous pensons que le primordium, que nous n'avons pas pu observer, est entièrement *palissadique*.

Ce type de structure se rencontre dans les ébauches de divers *Pyrénomycètes ascoloculaires* étudiés par PARGUEY-LEDUC (1966-67). Selon cet auteur, chez les moins évolués de ces Champignons, l'ascocarpe est formé d'un réceptacle stromatique portant une *palissade fertile*, dans laquelle se différencient un ou plusieurs carpocentres. Au cours de l'évolution le réceptacle s'est réduit, et la palissade s'est transformée en un système de *pyrénosphères*. Celles-ci ne gardent la structure palissadique que chez les plus primitifs de ces Pyrénomycètes. Ensuite la pyrénosphère elle-même s'est réduite : chez le *Leptosphaeria rusci* et le *Venturia myrtilli* (PARGUEY-LEDUC, 1966-67) la palissade n'existe plus qu'au sommet de l'ébauche. Le primordium du *V. controversa* peut donc bien être comparé par sa structure à une pyrénosphère palissadique. Cependant son évolution ultérieure diffère sensiblement de celle des pyrénosphères typiques. En effet, il se transforme presque totalement en un carpocentre, sur lequel sa partie supérieure conserve la structure *palissadique*, tandis que le primordium palissadique d'une pyrénosphère typique se transforme en un nodule *plectenchymateux*, dans lequel se différencient, de l'intérieur vers l'extérieur, un carpocentre, un plectenchyme sous-pariétal et une paroi externe.

2) *L'organisation générale du périthèce.*

Chez le *V. controversa*, le périthèce dérive presque tout entier du carpocentre ; sa paroi est formée par la garniture périloculaire que recouvrent seulement quelques-uns des filaments périphériques du primordium palissadique, négligeables et d'ailleurs pas toujours présents.

On vient de voir que chez les Pyrénomycètes ascoloculaires relativement évolués la pyrénosphère donne à la fois le carpocentre et une paroi périthéciale distincte de celui-ci. Cependant chez les espèces plus évoluées, comme le *Leptosphaeria rusci* et le *Venturia myrtilli*, déjà cités, à pyrénosphère réduite, celle-ci engendre, au-dessous d'elle, un carpocentre dont la périphérie, c'est-à-dire la garniture périloculaire, devient, comme chez le *V. controversa*, la paroi du périthèce. De la sorte le carpocentre constitue, selon PARGUEY-LEDUC, une *pseudo-pyrénosphère*. Le périthèce du *V. controversa* représenterait, lui aussi,

une pseudo-pyrénosphère, mais qui aurait conservé, au moins en partie, une structure palissadique.

Ainsi le *V. controversa* pourrait se rattacher à une série évolutive comparable à celle qu'on peut imaginer chez les Pyrénomycètes ascoloculaires : son évolution serait par certains côtés *plus poussée* que chez ceux-ci, puisque le primordium donne lui-même la pseudo-pyrénosphère, au lieu de la produire vers le bas, comme elle le fait chez le *Venturia myrtilli* ; sur d'autres points elle serait par contre *moins complète*, puisque la structure palissadique est plus longtemps conservée.

Précisons que ces remarques n'impliquent pas l'existence d'une parenté entre le *V. controversa* et ces Pyrénomycètes ascoloculaires dont les ressemblances peuvent être le résultat d'une évolution parallèle dans deux lignées distinctes.

3) La garniture périloculaire.

Comme on l'a vu plus haut, la cavité périthéciale du *V. controversa* est organisée comme celle de certains Pyrénomycètes non lichénisants, chez lesquels la partie périphérique du carpocentre forme une *garniture périloculaire*, composée d'une *cloche sus-hyméniale* (ou d'un *cône sus-hyménial*) et d'un *ménisque sous-hyménial* (ou d'un *disque sous-hyménial*) : ces Pyrénomycètes sont, selon CHADEFAUD (1960) et PARGUEY-LEDUC (1966-67, 1967), ceux du type *Pleospora*, qui sont ascoloculaires, et les Sordariales, qui sont ascohyméniales.

Chez les Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*, la cloche sus-hyméniale produit des pseudo-paraphyses et un appareil ostiolaire à périphyses ; le ménisque sous-hyménial n'est pas paraphysogène. Les pseudo-paraphyses constituent les filaments interascaux de l'hyménium ; pour cela leur extrémité inférieure se fixe au plancher de la cavité, tandis que leur extrémité supérieure se rompt. Chez le *V. controversa*, l'appareil sus-hyménial produit, de la même manière, des filaments intrathéciaux à croissance basipète, qui sont donc comparables à des pseudo-paraphyses, et d'autre part un appareil ostiolaire à périphyses. Toutefois les filaments basipètes ont une croissance réduite ; ils pendent dans la cavité, dont ils n'atteignent pas le plancher, et ils ne se développent pas entre les asques. Des filaments interascaux existent, mais ce sont des paraphyses vraies, produites par l'appareil sous-hyménial ; elles sont très peu nombreuses.

Chez les Sordariales, le disque sous-hyménial peut être paraphysogène. Le cône sus-hyménial constitue l'appareil ostiolaire interne ; sa face interne se garnit souvent de filaments qui sont, tantôt des paraphyses secondaires, entourant les paraphyses primaires de l'hyménium, tantôt des périphyses. Chez les espèces pourvues à la fois de paraphyses primaires, de paraphyses secondaires et de périphyses, comme par exemple le *Lasiosphaeria hispida* (PARGUEY-LEDUC, 1967), la cavité est garnie comme celle du *V. controversa* : de haut en bas, aux périphyses du canal ostiolaire font suite des paraphyses secondaires, développées dans la partie moyenne de la cavité, puis des paraphyses primaires, portées par le plancher de celle-ci. Toutefois,

les paraphyses primaires sont beaucoup plus nombreuses chez le *Lasiosphaeria*.

On sait que la distinction de paraphyses secondaires est due à DOGUET (1960), qui désigne ainsi des filaments qui, engendrés par les cellules marginales de la base du canal ostiolaire, entourent l'ensemble des paraphyses primaires, nées du fond de la locule. Selon PARGUEY-LEDUC, ces paraphyses secondaires sont en réalité des périphyces repoussées vers le bas, dans la cavité périthéciale, du fait de la naissance, au-dessus, de périphyces nouvelles ; paraphyses secondaires et périphyces sont les éléments d'un même système. Pour notre part, nous arrivons à la même conclusion en ce qui concerne les pseudo-paraphyses et les périphyces du *V. controversa*, qui sont aussi les éléments successifs d'un système unique de filaments intrathéciaux. En outre dans les deux cas ce système se rattache à l'appareil sus-hyménial : les pseudo-paraphyses du *Verrucaria* pourraient donc être homologues aux paraphyses secondaires du *Lasiosphaeria*.

Ainsi l'appareil sus-hyménial du *V. controversa* rappelle à la fois celui des Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora* et celui des Sordariales, qui sont des Pyrénomycètes ascohyméniaux ; son appareil sous-hyménial, producteur de paraphyses vraies, est du type ascohyménial. Comme celui des Sordariales, le carpocentre de ce Lichen est donc d'un type en quelque sorte *synthétique*, qu'on peut interpréter comme un terme de passage entre ceux des Ascoloculaires et des Ascohyméniaux. Il est remarquable par la possession de filaments de deux types : des pseudo-paraphyses, fondamentalement caractéristiques des Ascoloculaires, et des paraphyses vraies, au contraire caractéristiques des Ascohyméniaux. D'autre part les pseudo-paraphyses du *Verrucaria controversa* présentent elles-mêmes un intérêt particulier du point de vue évolutif : par leur morphologie et leur disposition elles rappellent les paraphyses secondaires et les périphyces des Ascohyméniaux, et fournissent donc une nouvelle preuve de l'homologie existant entre ces deux catégories de filaments interascaux.

4) L'appareil ostiolaire.

L'appareil ostiolaire du *V. controversa* dérive en totalité du carpocentre. Il représente donc seulement la formation *interne* de l'appareil ostiolaire complexe qu'on peut trouver chez les Pyrénomycètes. En cela il est semblable à celui des Pyrénomycètes *ascoloculaires*, qui dépend de la cloche sus-hyméniale.

5) La structure de l'appareil sus-hyménial.

Dans l'ébauche périthéciale du *V. controversa*, la partie supérieure du carpocentre, qui devient ensuite l'appareil sus-hyménial, est d'abord palissadique, puis sa base forme un *manchon* d'hyphes subparallèles et son sommet prend l'allure d'une *couronne* d'hyphes divergentes. Ensuite le manchon se garnit de filaments intrathéciaux sur sa face *interne*, il s'allonge et s'épaissit. Puis au stade VI il forme la paroi du périthèce ; au sommet, les hyphes internes de la couronne constituent la garniture péri-ostiolaire et ses hyphes externes, l'involucre.

Ainsi constitué, l'appareil sus-hyménial du *V. controversa* rappelle l'appareil parathécial des Discomycètes (cf. LETROUT-GALINOU, 1966, BELLEMÈRE, 1967), composé d'un manchon parathécial qui porte des ramifications de deux types : des paraphyses parathéciales, vers l'intérieur, et des hyphes amphithéciales, vers l'extérieur, et se termine au sommet par une couronne parathéciale. Ces deux appareils ont une structure comparable, sauf que le manchon du *Verrucaria* ne porte pas de ramifications externes et que ses ramifications internes n'appartiennent pas à l'hyménium.

Leur mode de développement est, également, comparable. Chez les Discomycètes, en effet, le manchon parathécial s'accroît par son sommet, et il en est probablement de même chez le *V. controversa*, puisque les pseudo-paraphyses apparaissent en ordre basifuge ; l'existence d'une croissance intercalaire est également probable.

Par contre leur origine est différente : le manchon et la couronne du *Verrucaria* appartiennent à la périphérie du carpocentre et constituent une enveloppe carpocentrale, tandis que l'appareil parathécial se développe secondairement autour du carpocentre.

Dans la suite de ce Mémoire nous trouverons d'autres espèces pourvues d'un manchon rappelant l'appareil parathécial des Discomycètes et ce n'est que dans la conclusion que nous pourrions tenter de préciser les rapports de ces diverses formations entre elles.

Remarquons dès maintenant que, contrairement à l'appareil sus-hyménial du *V. controversa*, la cloche sus-hyméniale des Pyrénomycètes non lichénisants ne forme jamais de manchon. Après la formation des pseudo-paraphyses, les cellules plectenchymateuses qui la constituent se dissocient et disparaissent. Tout au plus les périphyces sommitales peuvent-elles être disposées, chez certaines espèces, en une sorte de couronne péri-ostiolaire.

6) La croissance marginale de l'appareil sous-hyménial.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, l'accroissement de l'appareil sous-hyménial nous a paru résulter essentiellement de la différenciation, sur la marge de celui-ci, de filaments à cellules allongées. Ces filaments sont en continuité avec ceux du manchon. Comme d'autre part ils ont le même aspect que ces derniers, on pourrait penser qu'ils en sont le prolongement, vers le bas. Mais en fait ils se rattachent plutôt à l'appareil sous-hyménial, parce que, contrairement à ceux du manchon, ils ne produisent pas de ramifications vers l'intérieur ; de plus, à la fin du développement la marge n'est plus distincte, par sa structure, du reste de la coupe.

L'existence d'une zone de croissance marginale rappelle celle de la péribase décrite par LETROUT-GALINOU (1966) chez les *Lécanorales* : il s'agit d'une zone annulaire plexiforme qui ceinture le primordium, puis assure la croissance en diamètre des différentes parties de l'ébauche apothéciale. Une zone annulaire de croissance marginale existe aussi, selon BELLEMÈRE (1967) chez les Discostromiens *Lenticulaires*, qui sont les plus primitifs des Discomycètes inoperculés.

EN CONCLUSION on retiendra que le *V. controversa*, par le développement et la morphologie de ses périthèces, rappelle à la fois des Pyrénomycètes ascoloculaires, des Pyrénomycètes ascohyméniaux et des Discomycètes, lichénisants ou non. Toutefois ses ressemblances avec les Pyrénomycètes ascoloculaires nous paraissent les plus fondamentales, car elles portent sur l'organisation générale du périthèce, dont le primordium rappelle la pyrénosphère de certains Ascoloculaires, et non l'ascohécie des Ascohyméniaux.

Les ressemblances avec ces derniers montrent peut-être comment s'est esquissée l'évolution qui a pu conduire du type ascoloculaire au type ascohyménial. Malheureusement l'étude des asques est trop sommaire pour pouvoir être significative. Il semble bien qu'ils sont du type *bitunié*, ce qui rapprocherait le *V. controversa* des Pyrénomycètes Dothidéens, à la fois ascoloculaires et bituniés (cf. CHADEFAUD, 1960). Quant aux ressemblances avec les Discomycètes, elles sont, pour l'instant, difficiles à interpréter. Nous tenterons de voir dans la conclusion finale comment on peut envisager les relations entre le *V. controversa* et les autres Pyrénolichens, d'une part, ceux-ci et les divers Ascomycètes, d'autre part.

II. — ETUDE DU *VERRUCARIA CONFLUENS* MASS.

Le *Verrucaria confluens* Mass. est une espèce crustacée calcicole. Le thalle est grisâtre et discontinu, formé d'îlots développés à la surface ou à l'intérieur du substrat calcaire (= thalle héli-endo-calcicole). Les périthèces sont proéminents ; chacun d'eux forme une saillie hémisphérique brun-noirâtre, au pôle de laquelle s'ouvre l'ostiole. Ils sont revêtus d'un involucre brun dans leur partie supérieure, qui affleure à la surface du substrat, et d'une paroi au contraire incolore dans leur partie inférieure. Les dimensions des périthèces, des asques et des ascospores précisent la définition de cette espèce.

Les échantillons étudiés provenaient d'une localité de la Charente-Maritime.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *V. confluens*.

Pour l'étude du développement des périthèces du *V. confluens*, nous avons rencontré des difficultés particulières inhérentes à la nature du thalle qui est, comme on vient de le voir, d'une couleur grisâtre, à peu près identique à celle du support, et discontinu. De la sorte, il est peu apparent ; en surface, les périthèces développés sont seuls bien visibles ; à l'intérieur, il forme des îlots irréguliers dont la disposition par rapport à la surface de la pierre est relativement variable. Il était donc difficile de délimiter, pour les inclure dans la paraffine, les régions où des ébauches de périthèces pouvaient être rencontrées et d'obtenir de celles-ci des coupes correctement orientées.

De plus, la décalcification des échantillons devait être faite avec un soin particulier : si elle était trop légère, les coupes au microtome

ne pouvaient être effectuées ; si elle était trop poussée, l'échantillon se dissociait complètement et ne pouvait être inclus.

Ces considérations expliquent les lacunes et les incertitudes de notre étude.

STADE I : *Le primordium* (Fig. 19, A et B).

Le primordium représenté par la figure A est situé dans un îlot thallin développé à l'intérieur de la pierre calcaire servant de substrat. Il a la forme d'un ellipsoïde aplati, avec un grand diamètre de 60 μ environ, dans un plan parallèle à la surface du support, et un petit diamètre de 35 à 40 μ , perpendiculaire à cette surface. Il est formé d'un *plexus* (*pr*) de filaments stériles contenant un *appareil ascogonial* (*as*) ; il est donc du type *semi-ascotromatique*. Les filaments du plexus sont composés de cellules allongées, de même forme que celles du thalle stérile (*th*), mais plus volumineuses et mieux colorées par l'éosine. L'appareil ascogonial se compose de cellules sidérophiles, plus grosses que celles du plexus et parfois presque isodiamétriques.

Comme celui du *Verrucaria controversa*, un tel primordium peut être comparé à celui des pyrénosphères de certains Pyrénomycètes ascoloculaires. Toutefois, il en diffère par sa structure plexiforme.

La forme et le volume du primordium sont variables : ainsi celui de la figure B est ovoïde, avec un diamètre maximum de 65 μ dans sa partie basale et une hauteur de 80 μ . L'appareil ascogonial (*as*) s'y compose de filaments pelotonnés, à cellules plus ou moins isodiamétriques ; quand ils sont bien visibles, on constate que ces cellules contiennent deux noyaux.

Dans aucun des primordiums étudiés, nous n'avons observé un trichogyne surmontant le peloton ascogonial ; nous devons toutefois préciser que le nombre de ces primordiums a été faible.

Si tout trichogyne fait réellement défaut, il doit y avoir apogamie. Mais nous ne saurions l'affirmer.

STADE II : *L'ébauche périthéciale* (Fig. 20, A et B).

Au stade II, le primordium se différencie et donne une *ébauche périthéciale*. Pour cela, les hyphes stériles du plexus prennent une disposition remarquable. Celles de la base (*bc*) sont approximativement horizontales et parallèles entre elles. Les autres, au-dessus (*gc*), tendent à s'orienter verticalement. Au début du stade II (Fig. A), quelques files verticales seulement sont nettes ; plus tard (Fig. B), elles deviennent plus nombreuses ; le plexus irrégulier ne subsiste plus qu'autour des cellules sidérophiles de l'appareil ascogonial (*as*).

Il est à remarquer que les deux ébauches représentées au stade II sont développées dans un îlot thallin superficiel, contrairement aux primordiums des figures 19, A et B. Elles sont coiffées par le cortex thallin (*th*), formé de cellules paraplectenchymateuses à paroi brune.

L'ébauche périthéciale ainsi formée nous paraît constituée par un *carpocentre dépourvu d'enveloppe*. Ce *carpocentre* est composé d'une base différenciée, surmontée d'un système de filaments verticaux, dont on verra que ce sont des filaments *paraphysoïdes*, et d'un *appareil ascogonial*. Les filaments verticaux périphériques semblent cons-

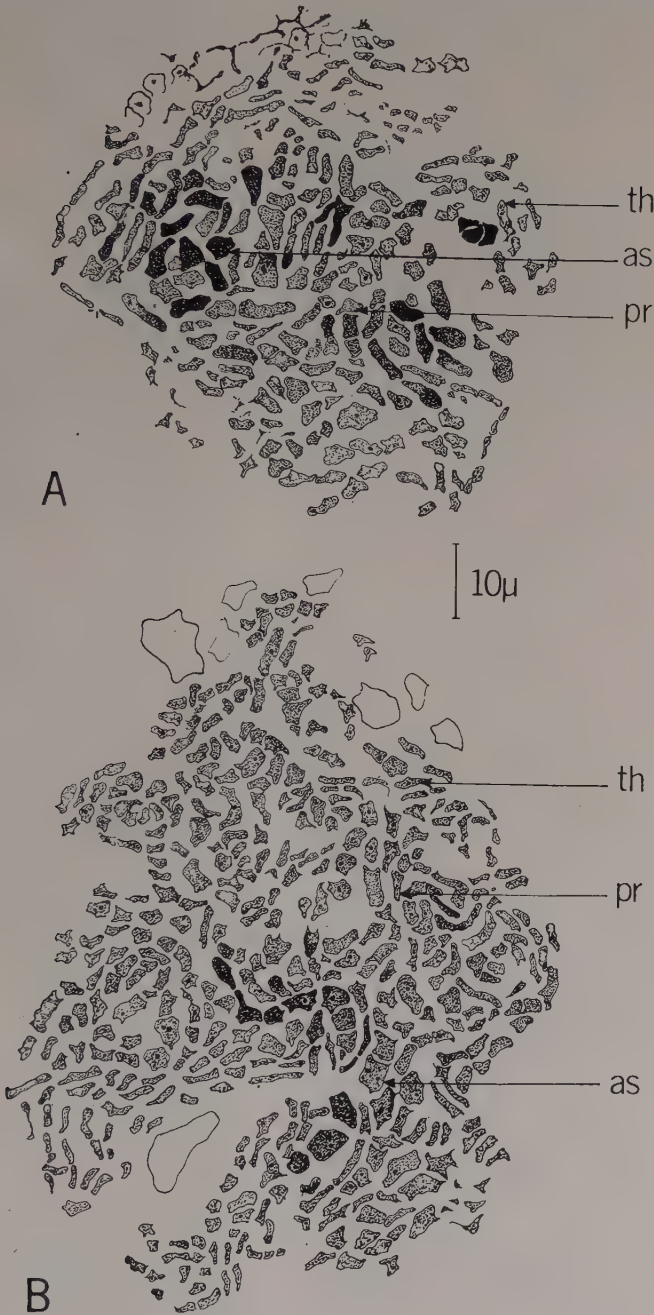


FIGURE 19. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.

A et B : stade I, le primordium.

as : élément de l'appareil ascogonial ; pr : plexus primordial ; th : élément du thalle.

tituer parfois une sorte d'enveloppe sur les flancs de l'ébauche (Fig. B, à droite), mais cet aspect n'est pas constant et, de plus, ces filaments n'évoluent pas différemment des autres, aux stades suivants.

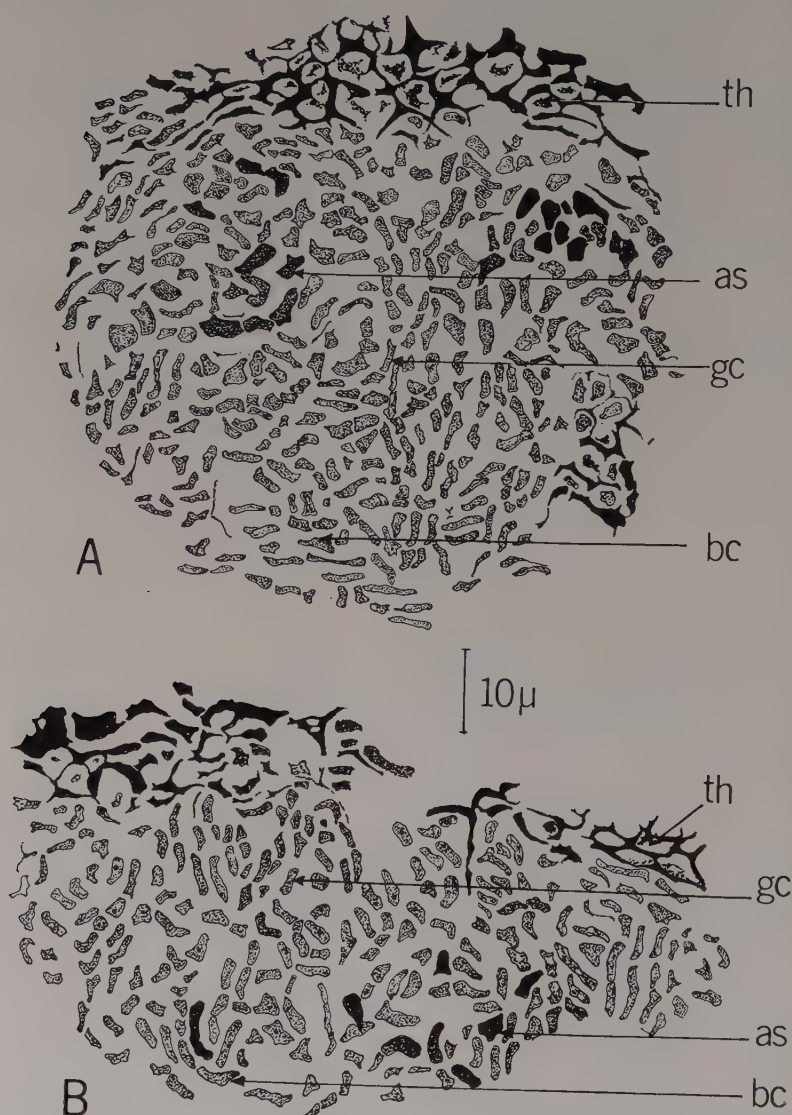


FIGURE 20. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.

A et B : stade II, l'ébauche périthéciale.

as : élément de l'appareil ascogonial ; bc : partie basale du carpocentre ; gc : système de filaments paraphysoides ; th : élément du thalle.

Par l'absence d'une enveloppe autour du carpocentre, l'ébauche périthéciale du *V. confluens* rappelle celle du *V. controversa*, étudiée

plus haut, mais son mode de développement est sensiblement différent.

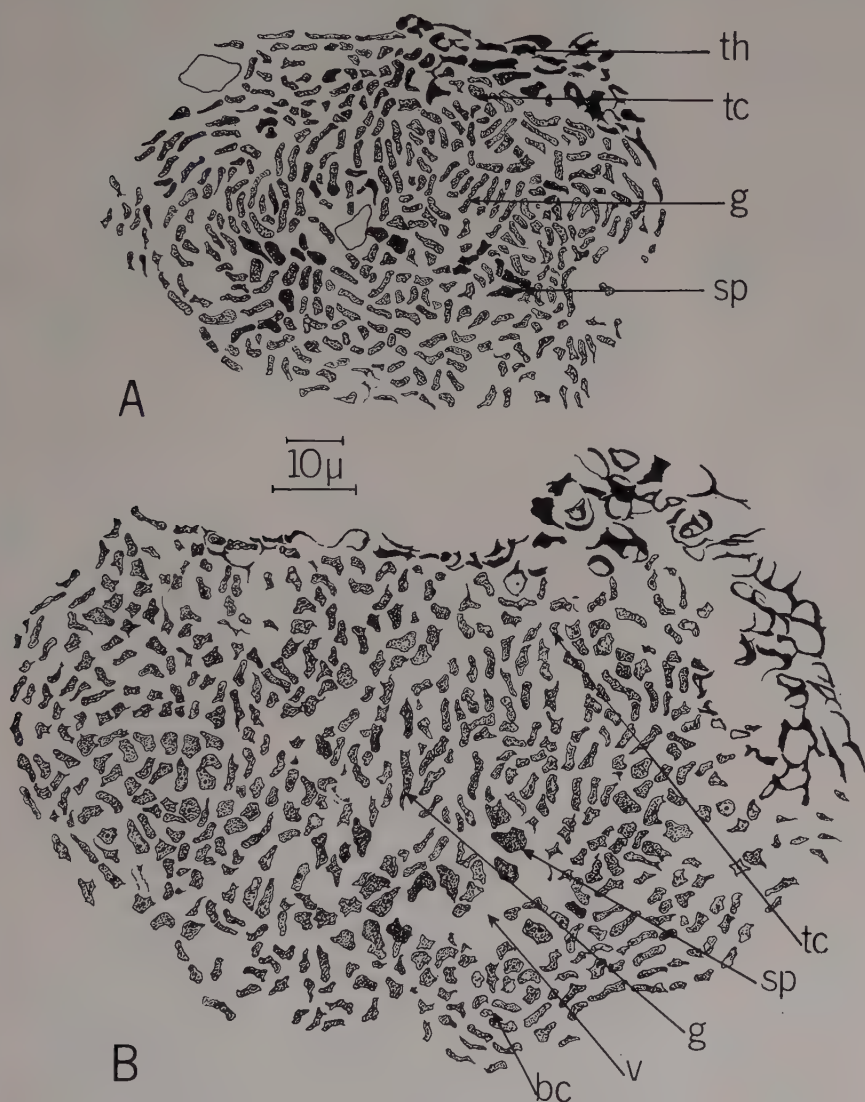


FIGURE 21. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.

A et B : stade III, formation de la cavité périthéciale.

bc : plancher sous-hyménial; g : filament paraphysoïde; sp : élément de l'appareil sporophytique; tc : lame sus-hyméniale; th : élément du thalle; v : cavité périthéciale.

STADE III : Formation de la cavité périthéciale (Fig. 21, A et B).

Ce stade est celui où s'ébauche la cavité périthéciale, ou locule à

asques. Cette locule se forme au-dessus de la base du carpocentre, qui lui sert de plancher et représente donc un *appareil sous-hyménial*, c'est-à-dire la partie sous-hyméniale d'une garniture périloculaire. Elle est presque entièrement remplie, au début, par les filaments verticaux (*g*) de l'*appareil paraphysoïde*. Sa formation semble résulter de l'étirement, puis de la rupture de ces filaments à leur extrémité inférieure, car certains d'entre eux se rattachent encore au plancher sous-hyménial par une portion étirée, amincie et sans doute près de se rompre. Leurs sommets, sous le cortex thallin (*th*), s'entremêlent et forment une *lame plectenchymateuse* (*tc*), qui est l'ébauche d'un *appareil sus-hyménial*, c'est-à-dire de la partie sus-hyméniale de la garniture périloculaire, comme on le verra plus loin.

Le plancher sous-hyménial porte des cellules sidérophiles, qui appartiennent vraisemblablement à l'*appareil sporophytique* (*sp*), dérivé de l'appareil ascogonial. Ces cellules sont présentes jusqu'au bord externe de l'ébauche, ce qui montre bien que la partie périphérique de celle-ci n'évolue pas indépendamment du reste et ne peut donc être interprétée comme une enveloppe.

Dans l'ébauche représentée par la figure B, qui est un peu plus âgée, le plancher sous-hyménial (*bc*) est plus épais ; la cavité périthéciale (*v*) est plus grande et conique. Sa partie inférieure contient des cellules sporophytiques sidérophiles (*sp*) et des portions de filaments paraphysoïdes désorganisés. Sa partie supérieure est occupée par les filaments paraphysoïdes (*g*), dont l'extrémité *pend* dans la cavité. Au sommet, la lame sus-hyméniale plectenchymateuse (*tc*) tend à s'épaissir, dans la région axiale. La périphérie de l'ébauche est relativement différenciée à droite, mais indistincte à gauche, où elle est au contact d'une autre ébauche, encore au stade primordial.

STADE IV : Formation de pseudo-paraphyses et d'une enveloppe thalline (Fig. 22, A et B).

A ce stade, l'ébauche est devenue conique (hauteur : 85 μ ; diamètre à la base : 75 μ), avec une *pointe apicale* (*ic*) formée par la partie supérieure de l'appareil sus-hyménial plectenchymateux, dont le centre continue de se développer vers le haut et constitue désormais un *cône sus-hyménial*, d'abord plein.

La cavité périthéciale (*v*), elle-même agrandie, est remplie, dans sa partie supérieure, par des filaments verticaux beaucoup plus nombreux que précédemment. Ces filaments sont maintenant de deux sortes : les uns sont les filaments paraphysoïdes (*g*), déjà présents aux stades précédents ; ils sont étirés (sauf peut-être parfois ceux de la périphérie) et leurs extrémités sont proches du plancher ; les autres, néo-formés, sont des *pseudo-paraphyses* (*q*), à développement descendant, produites par la base du cône sus-hyménial ; ils sont courts et leurs extrémités sont arrondies.

La partie inférieure de la cavité, accrue radialement, n'est pas modifiée.

Le carpocentre ainsi transformé s'entoure d'une *enveloppe thalline* (*t*) encore incomplètement différenciée. Autour de la pointe apicale du carpocentre, elle dérive du cortex thallin, qui s'est épaissi sur les



FIGURE 22. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.
 A et B : stade IV, formation de pseudo-paraphyses et d'une enveloppe thalline.
 bc : coupe sous-hyméniale ; g : filament paraphysioïde ; ic : pointe apicale du
 carpocentre ; q : pseudo-paraphyse ; sp : élément de l'appareil sporophytique ;
 t : enveloppe thalline ; v : cavité périthéciale.

côtés pour former un *involucre*. Contre les flancs de l'ébauche et sous l'appareil sous-hyménial, elle est composée d'hyphes thallines parallèles entre elles.

STADE V : *Formation des premiers asques* (Fig. 23, A).

A ce stade, l'organisation de la cavité périthéciale (*v*) se simplifie. De forme conique, elle se rétrécit progressivement du bas vers le haut, où elle tend à se prolonger par un *canal ostiolaire* (*co*), percé dans l'axe du cône sus-hyménial (*tc*) qui devient de la sorte un *cône creux*. Ce cône est beaucoup plus haut qu'au stade précédent ; sa face interne porte des *pseudo-paraphyses* (*q*) de plus en plus nombreuses, disposées obliquement, avec leur extrémité dirigée vers le bas ; les dernières formées, situées dans le sommet de la cavité, sont plus longues que les précédentes. Les filaments paraphysoïdes ont disparu, ou du moins ne sont plus distincts.

Dans le fond de la cavité périthéciale, sur le plancher carpocentral (*bc*) (= appareil sous-hyménial), l'appareil sporophytique produit les premiers *asques* (*a*).

L'ébauche figurée ne comporte pas d'enveloppe thalline bien différenciée. Son sommet n'est pas entouré d'un involucre thallin ; sous sa base, les limites entre l'appareil sous-hyménial, qui est carpocentral, et l'enveloppe thalline, peut-être en voie de différenciation, ne peuvent être précisées, de sorte qu'on ne peut dire si cette enveloppe existe déjà. Cela résulte sans doute de ce que l'ébauche étudiée s'était développée dans un filot thallin *interne*, et non *superficiel* : selon leur situation les ébauches présentent en effet une organisation sensiblement variable.

STADE VI : *Le périthèce adulte* (Fig. 23, B et Fig. 24, A et B).

1) *Le passage au stade adulte* (Fig. 23, B) est marqué par la différenciation de la paroi périthéciale et de l'appareil ostiolaire et par le développement des asques.

La *paroi périthéciale* est désormais formée de deux parties emboîtées, l'une externe, l'autre interne. La paroi *externe* dérive de l'*enveloppe thalline*, dont la différenciation a débuté au stade IV. Sa partie basale (*bt*) est formée de filaments subparallèles anastomosés. Sa partie supérieure (*at*) constitue un *involucre*, qui coiffe l'ébauche et se développe latéralement de haut en bas, en direction radiale. Sur les flancs de l'ébauche, les bords de cet involucre se raccordent avec ceux de la partie basale.

La paroi *interne* est constituée par un système de filaments parallèles, parmi lesquels ceux de la moitié supérieure dérivent de l'*appareil sus-hyménial* (*tc*) et ceux de la moitié inférieure de l'*appareil sous-hyménial* (*bc*). Elle continue à se garnir intérieurement de *pseudo-paraphyses* (*q*) à développement descendant.

L'*appareil ostiolaire* est formé par le *sommet de l'appareil sus-hyménial*. Il est donc une dépendance de la paroi périthéciale interne. Son sommet est constitué par les extrémités dressées des hyphes de cette paroi ; sa partie inférieure est garnie, sur sa face intérieure, de *périphyces* (*pe*) semblables, du point de vue ontogénique, aux pseudo-

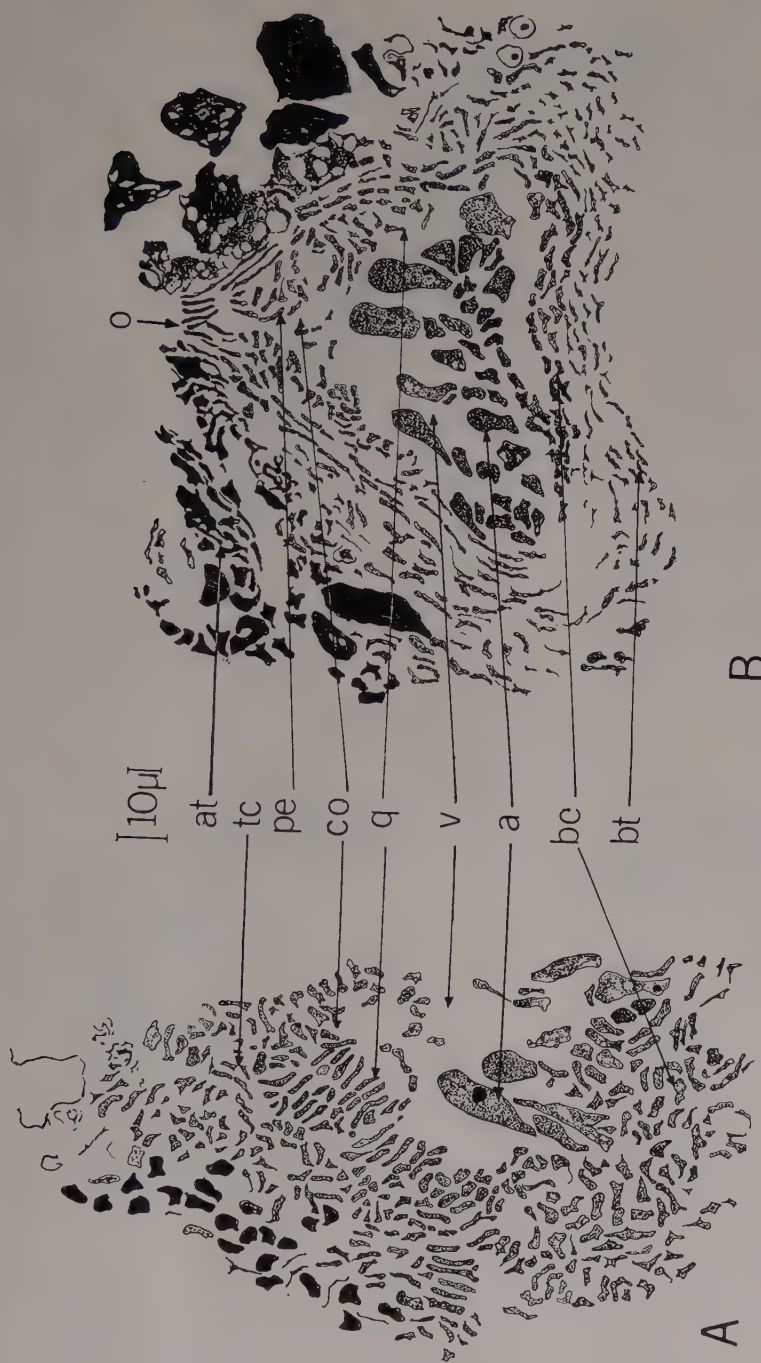


FIGURE 23. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.
 A : stade V, formation des premiers asques (une moitié de la coupe seulement est figurée).
 B : stade VI, passage au stade adulte.

a : asque; at : involucre; bc : plancher sous-hyménial; bt : partie basale de l'enveloppe thalline; co : canal ostiolaire; o : ostiole; pe : périphyse; q : pseudo-paraphyse; tc : cône sus-hyménial; v : cavité périthéciale.

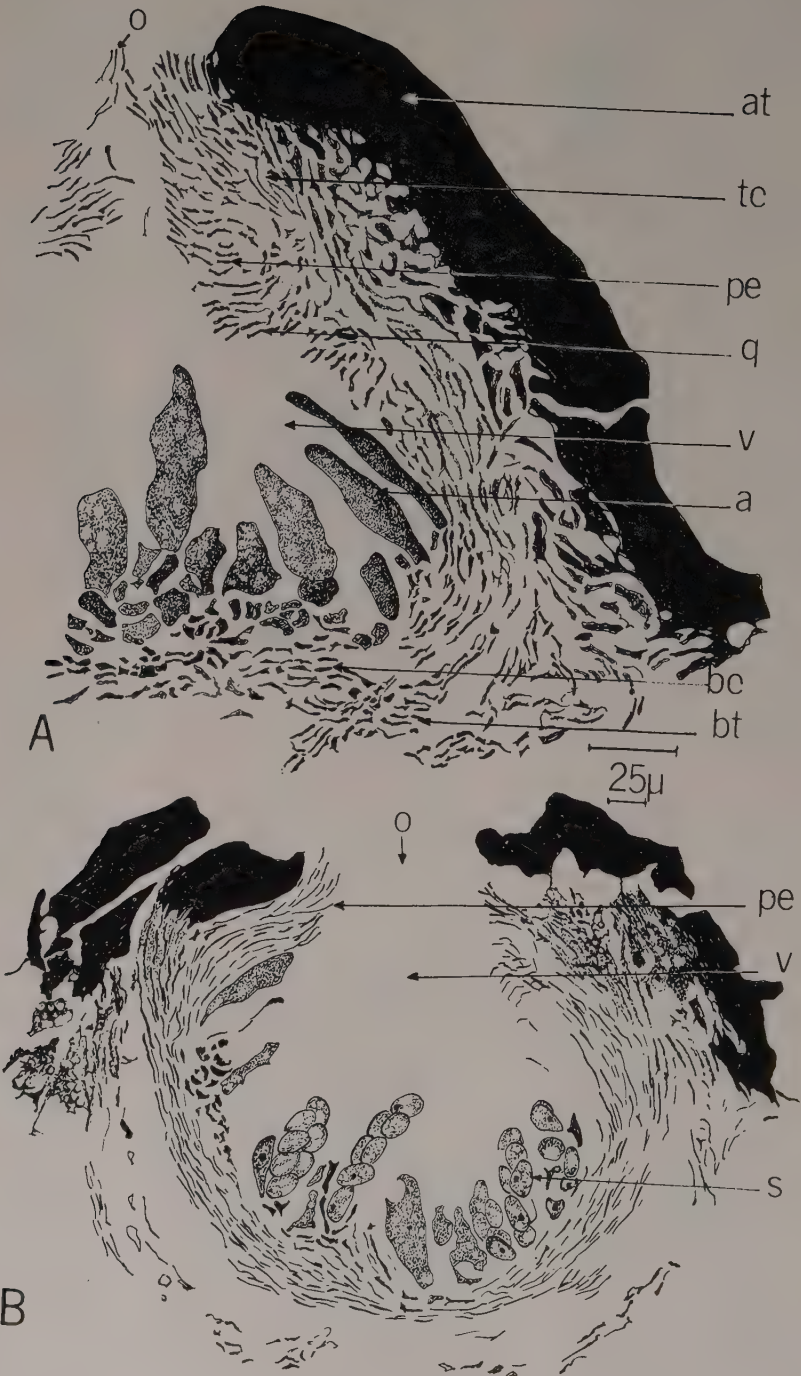


Fig. 24. — *Verrucaria confluens* Mass.

paraphyses, qu'elles surmontent, et après lesquelles elles se sont développées.

Les *pseudo-paraphyses* (*q*) garnissent le sommet de la cavité périthéciale et forment avec les périphyces (*pe*) un système continu. Toutefois, dans celui-ci les pseudo-paraphyses pendent vers le bas, tandis que les périphyces sommitales sont au contraire dirigées vers le haut ; entre les deux le changement d'orientation s'effectue progressivement, sans solution de continuité, au niveau de filaments intermédiaires, qui sont plus longs à la fois que les périphyces et les pseudo-paraphyses. A cause de la longueur de ces filaments intermédiaires, le *canal ostiolaire* (*co*) a un diamètre constant sur toute sa hauteur. A ce stade il est d'ailleurs très étroit (diamètre : 7 μ) et l'*ostiole* (*o*), par lequel il s'ouvre à l'extérieur, est encore seulement indiqué au sommet.

Les *asques* (*a*), encore peu nombreux, sont à différents stades de leur développement dans la cavité périthéciale (*v*). Ils ne sont pas accompagnés de filaments interascaux ; l'appareil sous-hyménial, qui les porte, ne produit pas de paraphyses.

2) Par la suite le périthèce grossit beaucoup (Fig. 24) et forme à la surface du thalle une saillie hémisphérique, délimitée par l'*involute*, et au pôle de laquelle s'ouvre l'*ostiole*. L'importance de cette saillie varie en fonction de l'extension de l'involute, qui tantôt revêt tout le périthèce (Fig. A) et tantôt entoure seulement son sommet (Fig. B).

La *paroi périthéciale interne* est brune contre la face interne de l'involute (*tc*), parce qu'une substance pigmentaire revêt ses cellules. Au contraire autour de la base, les deux parties de la paroi périthéciale (*bc* et *bt*) restent claires ou se colorent très faiblement.

Les *asques* (*a*) deviennent très nombreux dans la cavité périthéciale (*v*) et leur maturation s'accompagne de la formation des *ascospores* (*s*). Les pseudo-paraphyses inférieures disparaissent.

A la fin le périthèce devient presque sphérique (Fig. B : diam. = 350 μ , involute compris) ; l'*ostiole* (*o*) s'ouvre largement.

Indiquons, pour terminer, que nous ne pouvons dire si les périthèces adultes ainsi décrits proviennent tous d'ébauches superficielles ou s'ils peuvent aussi dériver d'ébauches internes.

2. LES ASQUES DU *V. confluens* (Fig. 25).

L'appareil sporophytique, générateur des asques, est composé à la fin d'hyphes ascogènes à anses latérales (*al*) (Fig. A), donc formées de dangeardies à anses, nées les unes des autres.

Chaque asque naît d'une telle dangeardie ; il est d'abord en forme

FIGURE 24. — Développement des périthèces du *Verrucaria confluens*.

A et B : le périthèce adulte.

a : asque ; *at* : involute ; *bc* : plancher sous-hyménial ; *bt* : partie basale de l'enveloppe thalline ; *o* : ostiole ; *pe* : périphyce ; *q* : pseudo-paraphyse ; *s* : ascospore ; *tc* : reste du cône sus-hyménial ; *v* : cavité périthéciale.

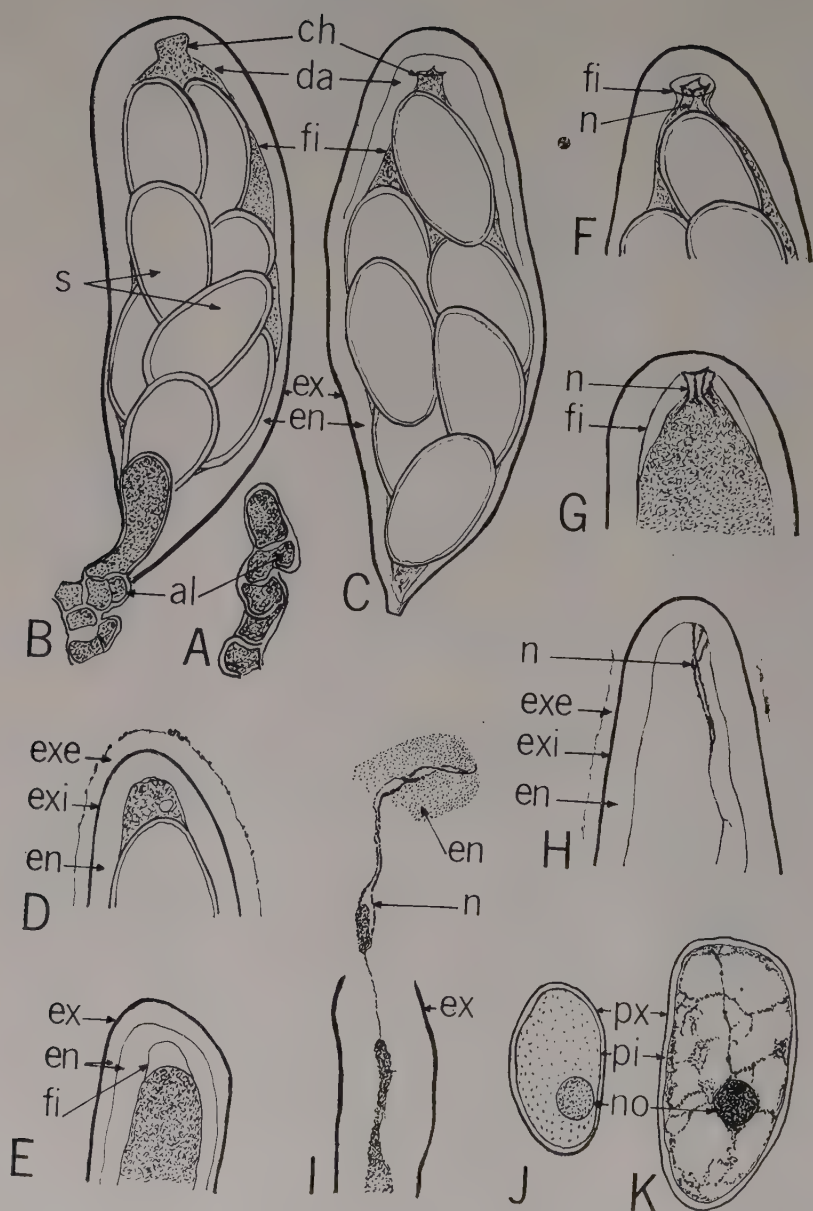


Fig. 25. — *Verrucaria confluens* Mass.

de massue renflée vers le haut (Fig. B), puis il s'allonge, de sorte qu'à maturité il devient parfois cylindrique (Fig. B : $70-80 \times 20-22 \mu$), plus souvent fusiforme (Fig. C), renflé dans sa partie moyenne (25μ environ).

La *paroi ascale* comprend, de l'extérieur vers l'intérieur :

— un *exoascus* (*ex*), formé de deux couches : une couche interne (*exi*) mince, rigide et réfringente, et une couche externe (*exe*) très hygrophile qui se distingue seulement sur les asques relativement âgés et a une épaisseur variable (Fig. D et H) ;

— un *endoascus* (*en*), présent tout autour de l'asque. Il forme au sommet un *dôme apical* (*da*) fortement épaissi et stratifié, creusé d'une *chambre oculaire* (*ch*) cylindrique, très courte ;

— un *film interne* (*fi*), qui entoure l'épithème. Il s'en distingue nettement quand ce dernier est rétracté (Fig. E). Il se prolonge dans la chambre oculaire, où il se raccorde à un disque qui coiffe cette chambre (Fig. F), mais n'est pas toujours différencié. Ce film correspond à ce que CHADEFAUD (1969) désigne comme étant la *locula* du contenu ascal.

L'*appareil apical* est du type *nassascé*. La nasse (*n*) est bien visible dans la chambre oculaire (Fig. F et G), où elle est formée de quatre baguettes bien colorées par le bleu coton et donc peut-être callosiques ou peut-être protidiques. Ces baguettes sont réunies au sommet, aux angles d'un cadre carré formé de quatre tractus assemblés, visibles surtout si le disque apical de la chambre oculaire est peu différencié. Dans les asques relativement jeunes, avant la formation des ascospores (Fig. H) ou dans des asques ouverts (Fig. I), la nasse apparaît formée de seulement deux filaments de 25μ environ de longueur, torsadés ou irrégulièrement anastomosés entre eux.

La *déhiscence de l'asque* résulte de la rupture de l'exoascus, près du sommet (Fig. I). Parfois l'endoascus et le contenu de l'asque sont projetés à l'extérieur, comme dans un « Jack-in-box » typique. Mais le plus souvent il semble se produire seulement une gélification du sommet de l'exoascus. En effet, les asques ouverts peuvent avoir leur contenu encore en place à l'intérieur et, de plus, on ne retrouve pas, à proximité de ces asques, le sommet de leur exoascus, ni au-dessous

FIGURE 25. — Les asques et les ascospores du *Verrucaria confluens*

A : hyphes ascogènes (X 1750). B à I : asques ; B et C : asques mûrs (X 1100) ; D à H : sommets d'asques (X 1750) ; I : asque ouvert (X 650).

J et K : ascospores (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. A, B, C, F, G et I) ; vert Visba (fig. D, E, H et J) ; hématoxyline (fig. K).

al : anse latérale ; *ch* : chambre oculaire ; *da* : dôme apical ; *en* : endoascus ; *ex* : exoascus (*exe* : strate externe, et *exi* : strate interne de l'exoascus) ; *fi* : film interne de la paroi ; *n* : nasse apicale ; *no* : noyau ; *pi* : couche interne, et *px* : couche externe de la paroi sporale.

de leur orifice, le bourrelet ou les plis qui témoignent d'une rupture brutale de cette paroi.

Les *ascospores*, au nombre de huit par asque, sont allongées ($20-22 \times 9-11 \mu$), avec des extrémités arrondies (Fig. J et K). Elles sont hyalines et formées d'une seule cellule. Elles contiennent un seul noyau (*no*), à un ou deux nucléoles, et plusieurs vacuoles irrégulières, et sont pourvues d'une paroi relativement épaisse. Celle-ci est double, composée d'une couche externe réfringente (*px*) et d'une couche interne mate (*pi*).

3. INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *V. confluens* ET COMPARAISONS.

A — INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *V. confluens*.

Ce périthèce dérive d'un *primordium semi-ascostromatique*, qui devient *tout entier* un *carpocentre*. Celui-ci se subdivise en trois parties, qui sont, de bas en haut :

- un *appareil sous-hyménial*, qui n'est pas paraphysogène ;
- un *appareil paraphysoïde*, qui est transitoire. Il est formé de filaments paraphysoïdes qui sont étirés, puis rompus près du sous-hyménium, et ainsi transformés en un système de filaments pendants, qui remplit la cavité périthéciale en formation, puis se résorbe ;
- un *appareil sus-hyménial*, qui est d'abord en forme de lame, puis devient conique. Sa partie inférieure se garnit alors de pseudo-paraphyses, tandis que de sa partie supérieure dérive l'appareil ostiole, garni de périphyses.

Les appareils sus- et sous-hyménial sont les deux parties d'une *garniture périloculaire*, entourant la cavité périthéciale.

Autour du périthèce adulte, la paroi périthéciale est double. Elle comprend une partie *interne* d'origine *carpocentrale*, dérivée du cône sus-hyménial et de l'appareil sous-hyménial, et une partie *externe* d'origine thalline.

Les asques, engendrés par des filaments ascogènes à anses latérales, sont du type *bitunique-nassacé*.

Cela dit, nous comparerons d'abord le *V. confluens* au *V. controversa*, précédemment étudié, et nous verrons dans quelle mesure les relations qui ont été envisagées pour celui-ci avec divers Pyrénomyces et Discomycètes peuvent l'être également pour celui-là. Ensuite nous verrons comment le *V. confluens* rappelle certains Discomycètes inoperculés, notamment par l'évolution du carpocentre.

B — COMPARAISON AVEC LE *V. controversa*.

1) *L'organisation générale du périthèce est fondamentalement la même.*

Chez les deux espèces un *primordium semi-ascostromatique*, rappelant celui des pyrénosphères de certains Pyrénomyces ascoloculaires, donne un carpocentre dépourvu d'enveloppe et constituant à lui seul l'ébauche périthéciale ; de ce carpocentre dérivent ensuite la cavité périthéciale, son contenu et sa paroi. Comme on l'a vu à propos

du *V. controversa*, le périthèce rappelle de la sorte la *pseudo-pyrénosphère* de certains Pyrénomycètes ascoloculaires évolués. Cependant chez le *V. confluens* existe une *enveloppe thalline*, qui entoure le périthèce adulte, tandis qu'une telle enveloppe fait défaut chez le *V. controversa*. Nous tenterons, dans notre conclusion générale, de dégager sa signification.

2) L'appareil ostiolaire est du même type.

Dans les deux cas il dérive de l'appareil sus-hyménial et représente seulement la formation *interne* de l'appareil ostiolaire théorique complexe des Pyrénomycètes. On a déjà rappelé qu'il en est de même chez les Pyrénomycètes *ascoloculaires*.

3) La paroi carpocentrale a la même structure finale.

Dans les deux espèces, elle est constituée par ce qu'on nomme chez les Pyrénomycètes ascoloculaires, la *garniture périloculaire* du carpocentre. Sa partie supérieure équivaut à la cloche sus-hyméniale constituant la partie supérieure de cette garniture. Elle dérive de l'appareil sus-hyménial et se compose d'un système de filaments parallèles, formant un *manchon* conique creux, dont la face interne se garnit de pseudo-paraphyses ; au sommet, ses filaments divergent et donnent une *couronne* péri-ostiolaire. Cependant l'analogie n'est pas complète. En effet chez le *V. controversa* l'appareil sus-hyménial est formé de filaments distincts dès le stade de l'ébauche périthéciale ; le manchon produit les pseudo-paraphyses, il s'accroît, en partie au moins, par son sommet, et peut ainsi rappeler l'appareil parathécial des Discomycètes. Par contre, chez le *V. confluens* il est formé par un plexus. Ainsi, le *V. controversa* rappelle les Pyrénomycètes ascoloculaires à pyrénosphères palissadiques, tandis que le *V. confluens* fait penser aux espèces à ébauches pyrénosphériennes glomérulaires.

5) L'évolution du carpocentre est différente.

Chez le *V. confluens*, celui-ci se subdivise en *trois* parties, qui sont, de bas en haut : un appareil sous-hyménial, un appareil paraphysoïde et un appareil sus-hyménial. Chez le *V. controversa* n'existent que l'appareil sous-hyménial et l'appareil sus-hyménial ; il n'y a pas de filaments paraphysoïdes.

Cela dit, si l'on considère les deux appareils, communs aux deux espèces, on peut faire les remarques suivantes :

1. *l'appareil sous-hyménial*, qui est paraphysogène chez le *V. controversa*, ne l'est pas chez le *V. confluens*. On a vu que la présence de paraphyses vraies fait penser aux Pyrénomycètes ascohyméniaux ; leur absence par contre n'est pas, à elle seule, significative, puisqu'elle est le fait de certains Ascohyméniaux comme celui des Ascoloculaires ;

2. *l'appareil sus-hyménial* produit, chez les deux espèces, l'appareil ostiolaire et un système de pseudo-paraphyses. Il se comporte donc comme chez les Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*, sauf toutefois que les pseudo-paraphyses ne garnissent que le sommet

de la cavité périthéciale, au-dessus des asques, au lieu de devenir les filaments interascaux de l'hyménium. De la sorte, les pseudo-paraphyses des *Verrucaria* rappellent aussi les paraphyses secondaires de divers Ascohyméniaux.

En définitive, le *V. confluens* et le *V. controversa* se ressemblent par divers caractères morphologiques, relatifs surtout aux asques, aux ascospores et à l'organisation de la partie supérieure de la cavité périthéciale. Au point de vue ontogénique ils sont du même type, car leur ébauche périthéciale est réduite à un carpocentre dépourvu d'enveloppe. Mais le *V. confluens* diffère du *V. controversa* par l'existence d'une enveloppe thalline et l'absence de paraphyses vraies. Tous deux peuvent être rapprochés des Ascoloculaires Dothidéens du type *Pleospora* par l'organisation de leur périthèce, la formation de pseudo-paraphyses dans sa cavité, et les asques du type bitunique. Toutefois ce type est plus nettement réalisé chez le *V. confluens*, dont les asques ont une nasse apicale, et d'autre part nous allons voir que ce Champignon rappelle certains Discomycètes par la présence transitoire de paraphysoides et l'absence de paraphyses vraies.

C — COMPARAISON AVEC D'AUTRES ASCOMYCÈTES.

Nous examinerons plus précisément ici la structure et l'évolution du primordium et du carpocentre du *V. confluens* qui appellent des commentaires particuliers.

1) Le primordium.

Le primordium du *V. confluens* est *plexiforme* ; il donne en totalité le carpocentre.

Par sa structure, il est dans une certaine mesure comparable au primordium *glomérulaire*, que PARGUEY-LEDUC (1967) décrit chez divers Pyrénomycètes non lichénisants, et qui est formé par un peloton mycélien. Cependant, il a moins nettement l'apparence d'un peloton, et il donne *seulement un carpocentre* et non pas *à la fois* un carpocentre et une enveloppe, comme fait celui de ces Pyrénomycètes. Celui-ci se transforme rapidement en un petit nodule *plectenchymateux*, et la formation du carpocentre s'y fait par le mécanisme de la *sporulation abortive* (les parois des cellules disparaissent, leur contenu se contracte, et, du moins en principe, il se subdivise, comme s'il devait former des spores) : chez le *V. confluens* on ne retrouve pas un pareil processus.

Chez les Pyrénomycètes ascohyméniaux, chaque ascothécie peut dériver d'un primordium également glomérulaire, inclus ou non dans un stroma, mais ce primordium est en principe formé de filaments recouvrants, produits par le pied d'un archicarpe, différencié avant lui : nous ne pouvons dire si les choses se passent, chez le *V. confluens*, d'une façon analogue, et par conséquent si la ressemblance de son primordium avec celui de ces Ascohyméniaux résulte de ce qu'ils sont de même nature.

Le primordium du *V. confluens* est aussi comparable à celui de divers Discomycètes, qui est également plexiforme : ce sont les

Lécanorales, selon LETROUIT-GALINOU (1966) et certains *Inoperculés* non lichénisants, selon BELLEMÈRE (1967); chez ces derniers il se différencie dans un conceptacle stromatique. Chez les *Lécanorales*, le primordium donne, en règle générale, le carpocentre et une *enveloppe péricentrale*; toutefois celle-ci fait défaut chez le *Lecanora subfuscata*, comme chez le *V. confluens*.

2) Le carpocentre.

Chez le *V. confluens* le carpocentre se subdivise en trois parties superposées, à savoir, de bas en haut: un appareil sous-hyménial, un appareil paraphysoïde et un appareil sus-hyménial.

Il en est de même, selon PARGUEY-LEDUC (1966-67) chez les Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora* et chez les Pyrénomycètes ascohyméniaux. Leur carpocentre comprend en effet un plectenchyme nourricier entouré par une garniture périloculaire formée par le ménisque (ou le disque) sous-hyménial et la cloche (ou le cône) sus-hyméniale. On a vu que cette garniture pouvait avoir pour homologue les appareils sous-hyménial et sus-hyménial du *Verrucaria confluens*. Quant au plectenchyme nourricier, il équivaudrait à l'appareil paraphysoïde; il est d'ailleurs remplacé par un réseau de filaments chez diverses espèces, qui rappellent ainsi de façon plus nette le *V. confluens*: le *Cucurbitaria berberidis* (Pyrénomycète ascoloculaire), selon PARGUEY-LEDUC (1966), le *Preussia multispora* (Pyrénomycète ascoloculaire pérисporié et plectascé), selon CHADEFAUD, PARGUEY-LEDUC et BOUDIN (1966) et les Pyrénomycètes ascohyméniaux du type *Eutypa*, selon PARGUEY-LEDUC (1970).

Chez les Discomycètes inoperculés discostromiens étudiés par BELLEMÈRE (1967), le carpocentre se divise aussi en trois parties qui sont peut-être équivalentes à celles du *V. confluens* et des Pyrénomycètes dont on vient de parler; ce sont:

- une lame plectenchymateuse sous-hyméniale, qui contient ou porte l'appareil sporophytique. Chez les espèces les plus primitives elle n'est pas paraphysogène, mais elle l'est au contraire chez les autres, comme chez les Pyrénomycètes ascohyméniaux;

- un réseau de filaments paraphysoïdes qui, en principe, se rompent comme ceux du *V. confluens* quand se forme la cavité périthéciale. Mais chez les Discomycètes inoperculés cette rupture se produit près de leur sommet, de sorte que leurs tronçons supérieurs sont réduits à de courts filaments pendants, tandis que chez le *V. confluens* elle se produit près de leur base, ce qui fait que les filaments pendants sont relativement longs;

- une lame plectenchymateuse sus-hyméniale. En réalité, celle-ci est rarement différenciée; elle semble exister, par exemple, chez le *Phacidiosstroma multivalve*, sous forme de quelques couches cellulaires séparant le complexe paraphysoïde du toit du conceptacle. Des filaments descendants, peut-être équivalents à des ébauches de pseudo-paraphyses existent chez différentes espèces, comme le *Stictis radiata* et le *Schizoxylon berkelyanum*, mais ils semblent portés par le toit du conceptacle.

Chez les Lécánorales, l'appareil sus-hyménial est supprimé ; le carpocentre donne seulement un *réseau paraphysogène* et un *réseau paraphysoïde* (LETROUIT-GALINOU, 1966).

Chez le *Verrucaria controversa*, c'est au contraire la partie moyenne du carpocentre qui n'est pas différenciée.

L'appareil sus-hyménial du *V. confluens* est remarquable parce qu'il est formé d'abord par une lame plectenchymateuse, comme chez les Inoperculés, ensuite par un cône, comme chez les Pyrénomycètes. Ainsi cette espèce peut-elle témoigner de l'existence de relations entre les Discomycètes inoperculés et les Pyrénomycètes.

3) *Le manchon.*

On a vu que le manchon, formé dans le périthèce adulte par l'appareil sus-hyménial, résulte d'une réorganisation de cet appareil, préalablement plectenchymateux. On peut le comparer aux manchons parathécioïde et parathécial des Discomycètes. Par son mode de formation, il diffère du manchon parathécial. Il rappelle par contre, dans une certaine mesure, le manchon parathécioïde des Discomycètes inoperculés, qui se différencie dans la région de contact entre le carpocentre et le conceptacle, et notamment celui du *Schizoxylon berkelyanum* et du *Durella macrospora*, qui apparaît tardivement, après la déhiscence de la jeune apothécie. Toutefois en règle générale, le manchon parathécioïde produit des paraphyses sur sa face interne, porte un revêtement amphithécioïde sur sa face externe et se prolonge vers le haut par un appareil parathécial (développé ou non en un manchon), ce qui le distingue nettement du manchon du *V. confluens*.

EN CONCLUSION, on constate que le *V. confluens* présente avec les Discomycètes des ressemblances, qui portent en particulier sur la structure du primordium et du carpocentre et sont plus importantes que celles que nous avons dégagées entre ces Champignons et le *V. controversa*.

III. — ETUDE DU *VERRUCARIA CAZZAE* ZAHLBR.

Le *Verrucaria cazzae* Zahlbr. est un Pyrénolichen calcicole, que l'on trouve en France dans la région méditerranéenne, à proximité des côtes provençale et languedocienne, sur les calcaires durs exposés au Nord. Il est caractérisé par un thalle légèrement coloré en rose, et des périthèces de petite taille (0,2-0,3 mm de diamètre), serrés, dont l'ostiole, ouvert au pôle d'une petite saillie hémisphérique, est entouré de sillons rayonnants (Fig. 26, A). En outre, il produit des pycnides, qui sont peut-être des spermogonies, car les spores qu'elles émettent, très petites, ont l'allure de spermaties.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *V. cazzae*.

Dans le développement des périthèces, qui a déjà fait l'objet d'une publication de notre part en 1966, il y a lieu de distinguer, comme pour les espèces étudiées précédemment, le stade du *primordium*,

ceux de l'ébauche périthéciale (stades II à IV), puis ceux qui aboutissent à l'édification du périthèce adulte (stade V à VII).

STADE I : *Le primordium* (Fig. 26, C).

La plus jeune ébauche de l'ascocarpe que nous ayons reconnue est un petit peloton prosenchymateux (*pr*) formé d'hyphes à cellules courtes, uninucléées, plus colorables que les hyphes banales du thalle (*th*). De tels pelotons se rencontrent à différents niveaux dans le thalle : dans la partie supérieure de la zone médullaire, dans la partie profonde de la zone gonidiale ou au-dessous de pycnides ouvertes à la surface du thalle. Quand ils se trouvent dans la zone gonidiale, ils contiennent fréquemment une ou plusieurs gonidies.

Chacun de ces pelotons est le *primordium semi-ascostromatique* d'un ascocarpe. A la fin du premier stade, il a la forme d'une sphère, de 20 à 25 μ de diamètre.

STADE II : *L'ébauche périthéciale au moment de la différenciation du carpocentre* (Fig. 26, D).

Au second stade, cette sphère se transforme en un *carpocentre* (*c*). Les hyphes qui la composent deviennent difficiles à distinguer, mais les gonidies éventuellement présentes y sont encore reconnaissables. Dans tout son volume, ce carpocentre a une structure homogène ; en particulier sa région périphérique ne forme pas une enveloppe différenciée, et on n'y reconnaît pas encore la présence d'un appareil ascogonial.

D'autre part, de la région polaire supérieure de ce carpocentre naissent des filaments orientés vers la surface du thalle. Leur ensemble a la forme d'un cône, dont la base repose sur le carpocentre, et qu'on peut donc appeler *cône épical* (*td*).

L'ensemble du carpocentre sphérique et de ce cône forme une *ébauche périthéciale* piriforme.

STADE III : *Différenciation de l'appareil ascogonial* (Fig. 27, A et B).

Le 3^e stade est d'abord marqué par l'évolution du cône épical (*td*), qui s'élargit et se transforme en une *calotte hémisphérique*, de 50 à 60 μ de diamètre, coiffant la partie supérieure du carpocentre. Cette calotte est formée par un plectenchyme, sans doute développé à partir des filaments du cône (visibles sur la Fig. A), dont les cellules se sont divisées activement. Cette calotte s'épaissit, de sorte que son sommet se rapproche de la surface du thalle.

Dans le même temps, l'*appareil ascogonial* apparaît dans le carpocentre. Quand il est complètement formé (Fig. B), il se compose de *pelotons ascogoniaux* (*pa*) surmontés de *trichogynes* (*tr*) pluricellulaires dressés. Les cellules de ces pelotons sont plus longues que larges, fortement sidérophiles et généralement uninucléées. Précisons que nous n'avons jamais pu observer, sur nos coupes, les relations qui doivent exister entre les trichogynes et les pelotons ascogoniaux. En outre, nous n'avons vu aucun trichogyne atteindre la surface du thalle ; nous ne pouvons dire s'ils avortent avant de l'atteindre, ou s'ils la percent, après avoir traversé la calotte, puis la partie sus-



Fig. 26. — *Verrucaria cazzae* Zahlbr.

jacente du thalle. Aucune de nos observations ne nous permet donc de dire si leur extrémité capte des pycnidiospores, jouant le rôle de spermaties.

Dans notre article de 1966, nous avons indiqué que le cône épical et la calotte qu'il produit en se développant en direction radiale pouvaient être homologués à la *partie tectale de l'enveloppe péri-centrale des Lécánorales*, mais nous remarquons que cette homologie n'était pas complète car le cône épical est produit par le carpo-

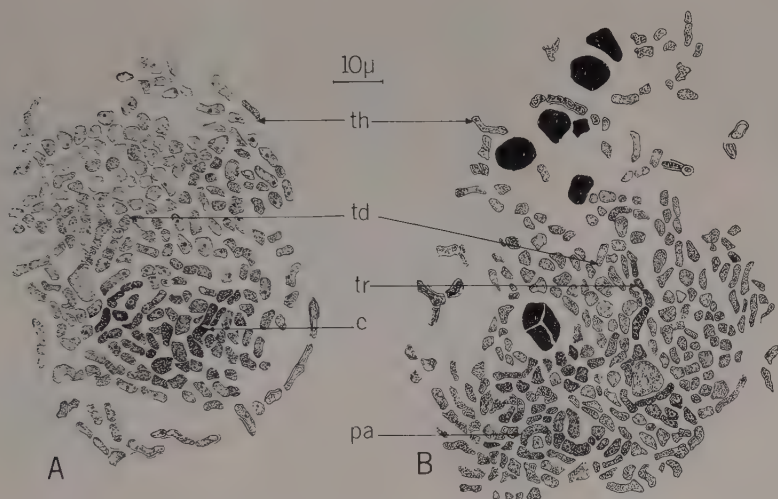


FIGURE 27. — Développement des périthèces du *Verrucaria cazzae*.

A et B : stade III, différenciation de l'appareil ascogonial.

c : carpocentre ; pa : peloton ascogonial ; td : cône épical ; th : élément du thalle ; tr : trichogyne.

centre, tandis que l'enveloppe péricentrale dérive du primordium en même temps que le carpocentre, qu'elle entoure. Depuis cette époque, les recherches que nous avons effectuées sur d'autres Pyrénolichens nous ont conduite à préciser cette question, en distinguant une *enveloppe primaire* et une *enveloppe secondaire*. La première se différencie, comme l'enveloppe péricentrale des Lécánorales, à partir du primordium ; elle est sans doute l'homologue de cette enveloppe ; elle n'existe pas chez le *V. cazzae*. La seconde se distingue de la précédente

FIGURE 26. — Le thalle et le développement des périthèces du *Verrucaria cazzae*.

A : fragment de thalle fructifié.

B : hyphes ascogènes et jeunes asques. Coloration : bleu coton, (X 1100).

C : stade I du développement des périthèces, le primordium.

D : stade II, la différenciation du carpocentre.

a : asque, al : anse latérale ; c : carpocentre ; pr : peloton primordial ; td : cône épical ; th : élément du thalle.



FIGURE 28. — Développement des périthèces du *Verrucaria cazzae*.
 A : stade IV, formation de la pointe apicale du carpocentre.
 B : stade V, formation de la cavité périthéciale et de l'appareil sporophytique.

bc : appareil sous-hyménial ; c : carpocentre ; ic : pointe apicale du carpocentre ; md : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; pa : peloton ascogonial ; q : pseudo-paraphyse ; sp : élément de l'appareil sporophytique ; tc : appareil sus-hyménial ; td : calotte épicerale ; v : cavité périthéciale.

parce qu'elle se forme *après* le carpocentre, produit lui-même par la *totalité* du primordium ; chez le *V. cazzae*, elle semble réduite à sa partie tectale, représentée par le cône épical.

STADE IV : *Formation de la pointe apicale du carpocentre* (Fig. 28, A).

A ce stade, sur le sommet du carpocentre se développe une *pointe apicale* (*ic*) à texture filamenteuse, dirigée vers la surface du thalle, selon l'axe de la calotte épical (td). Nous ne pouvons dire avec certitude si elle se forme aux dépens de la partie axiale de celle-ci, ou si au contraire, ce qui est plus probable, elle est engendrée par le carpocentre (*c*), avec lequel sa base est en continuité. Les filaments qui la composent s'allongent vers le haut, par multiplication et élongation de leurs cellules. Leur ensemble tend à percer la calotte plectenchymateuse, qui de ce fait se trouve disposée comme un *involucre* (= *involucrellum*) autour de la pointe apicale du carpocentre.

Cet involucre, qui représente la partie tectale de l'enveloppe secondaire, continue à se développer, principalement sur les côtés de l'ébauche et vers le bas, en s'appliquant sur la moitié supérieure de la sphère carpocentrale. Son développement est donc essentiellement *basipète*. Il est plectenchymateux et formé de cellules peu colorables, dont certaines contiennent une grande vacuole claire.

La partie inférieure de l'ébauche atteint un diamètre de 50 μ environ. Des portions des pelotons ascogoniaux (*pa*) y sont encore visibles, parmi des cellules de forme irrégulière, uninucléées, qui appartiennent au carpocentre (*c*) ; les cellules gonidiales, s'il y en avait, ne sont plus reconnaissables. Cette partie de l'ébauche et la pointe apicale du carpocentre, qui la surmonte, contrastent, par la colorabilité de leurs cellules, avec l'involucre, au contraire de couleur claire.

STADE V : *Formation de la cavité périthéciale et de l'appareil sporophytique* (Fig. 28, B).

Ce stade est celui où apparaît la *cavité périthéciale* (*v*). Elle est produite par l'écartement des cellules, sous la pointe apicale (*ic*) du carpocentre, dans la partie sommitale de celui-ci. Au-dessous, le plectenchyme carpocentral forme un appareil sous-hyménial (*bc*) en forme de coupe épaisse, sur lequel reposent des cellules très fortement sidérophiles. Ces cellules, dont nous n'avons pu reconnaître l'arrangement, doivent représenter l'*appareil sporophytique* (*sp*) dérivé de l'appareil ascogonial.

La pointe apicale devient paraplectenchymateuse ; elle coiffe la cavité périthéciale, sur laquelle sa partie inférieure s'élargit pour en constituer le plafond. Elle forme un *appareil sus-hyménial* (*tc*), et produit des *pseudo-paraphyses* (*q*). Celles-ci sont des filaments courts, uni ou bicellulaires, dont l'extrémité, dirigée vers le bas, est libre dans la cavité. Comme elles restent courtes et garnissent seulement le sommet de la cavité, alors qu'en principe les pseudo-paraphyses se fixent par leur extrémité au plancher de celle-ci, nous les avions, en 1966, appelés *périphyces*. En fait ce terme est impropre ici, car il doit s'appliquer, par définition, à des filaments garnissant, soit le pour-



Fig. 29. — *Verrucaria cazzae* Zahlbr.

tour de l'ostiole, soit intérieurement le col du périthèce, et c'est uniquement dans ce sens que nous l'employons désormais. Nous ne l'appliquons donc plus aux filaments du *V. cazzae* qui nous paraissent être, par leur ontogénie, des *pseudo-paraphyses*, à croissance réduite.

L'*involucre* (*td*) s'est encore fortement accru. Sa croissance est plus importante dans deux directions : d'une part vers le bas, d'autre part, en direction radiale, autour de son sommet. Par suite de sa croissance basipète, il se prolonge autour du carpocentre, où il forme la *partie pleurale* (*md*) de l'enveloppe secondaire ; seule la base du carpocentre est laissée à nu. Du fait de sa croissance radiale, il atteint au sommet un diamètre d'environ 90 μ , qui est, au stade étudié, sa plus grande dimension. Dans cette région, les cellules sont largement vacuolisées.

STADE VI : *Extension de la cavité périthéciale et formation d'un plancher thallin* (Fig. 29, A).

Après cette phase de croissance importante de l'involucre, c'est la partie inférieure de l'ébauche qui, à son tour, se développe. La cavité périthéciale (*v*) s'agrandit. Dans l'échantillon dessiné, elle avait la forme d'un ellipsoïde aplati de 60 μ de largeur et 30 μ de hauteur environ. Les modifications qui se produisent sont les suivantes :

a) Vers le haut, la cavité périthéciale se prolonge progressivement par un *canal ostiolaire* (*co*), creusé dans la pointe apicale du carpocentre (*ic*), selon l'axe de celle-ci. A mesure qu'elle s'accroît, le plectenchyme qui lui sert de toit (= l'appareil sus-hyménial) engendre de nouvelles *pseudo-paraphyses* (*q*), qui naissent en ordre basifuge. Les premières formées, déjà présentes au stade précédent, sont donc les plus éloignées du sommet ; elles restent courtes, uni- ou bicellulaires. D'autres sont nées ensuite à un niveau plus élevé ; contrairement aux premières, ces nouvelles pseudo-paraphyses s'allongent et deviennent pluricellulaires. Les plus récentes sont en voie de formation dans le canal ostiolaire ; en raison de cette localisation on peut les appeler *périphyses* (*pe*), mais ontogéniquement elles ne diffèrent pas des pseudo-paraphyses.

b) La coupe (*bc*) formée par l'appareil sous-hyménial, qui constitue le *plancher* de la cavité périthéciale, s'est évasée en conservant en son centre son épaisseur initiale. Elle est revêtue extérieurement par une *formation thalline légèrement différenciée* (*bt*), purement fungique, composée d'hyphes disposées plus ou moins concentriquement : leur ensemble constitue une *enveloppe thalline, réduite à sa partie basale*

FIGURE 29. — Développement des périthèces du *Verrucaria cazzae*.

A : stade VI, extension de la cavité périthéciale et formation d'un plancher thallin.

B : stade VII, passage à l'état adulte.

a : asque ; bc : appareil sous-hyménial ; bt : partie basale de l'enveloppe thalline ; co : canal ostiolaire ; ic : pointe apicale du carpocentre ; md : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; pe : périphyse ; q : pseudo-paraphyse ; tc : appareil sus-hyménial ; td : involucre ; v : cavité périthéciale.

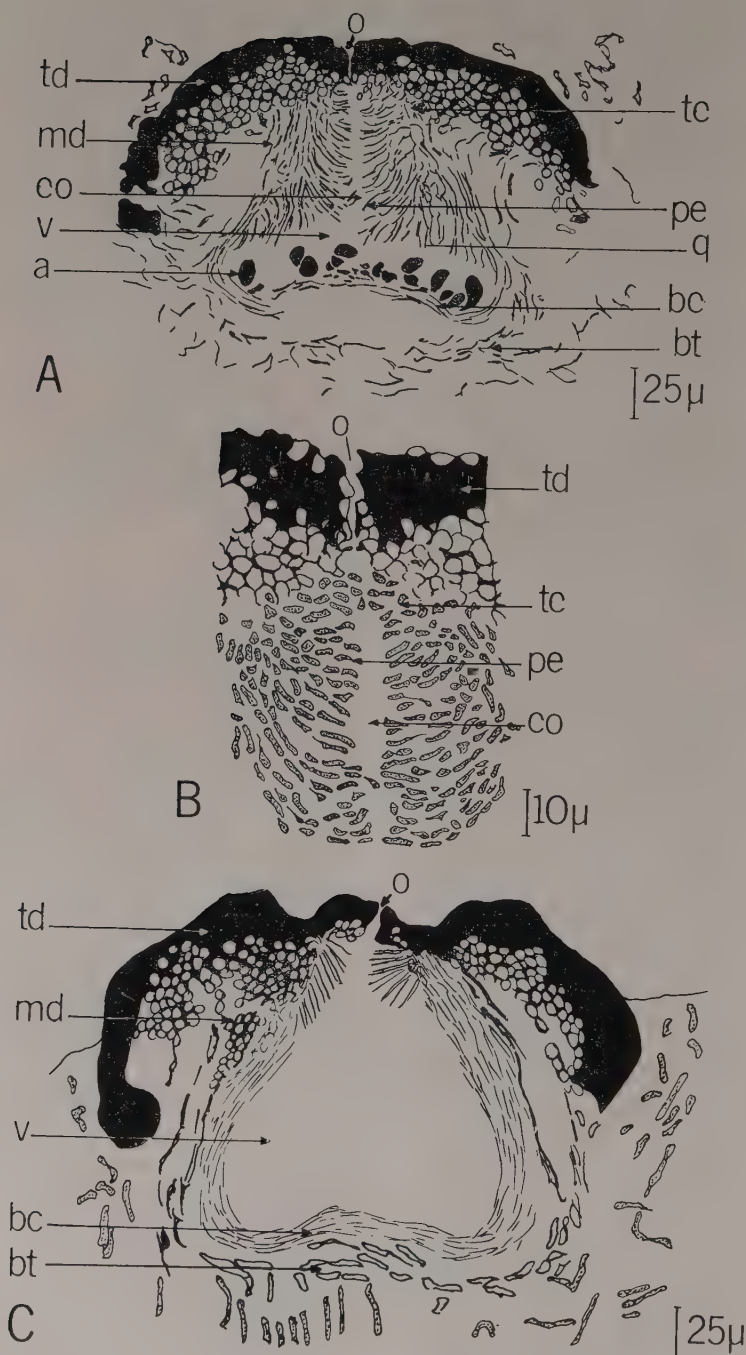


Fig. 30. — *Verrucaria cazzae* Zahlbr.

cupuliforme, qui englobe la base de l'ébauche et se prolonge quelque peu sur ses flancs, à l'extérieur de l'enveloppe secondaire, dont les cellules, dans cette région, se sont allongées.

Dans notre article de 1966, nous avons tenté d'homologuer cette formation thalline au plancher de l'enveloppe péricentrale des Lécánorales, mais nous avons signalé que l'origine différente de ces deux formations faisait obstacle à leur homologation complète. Comme nous l'avons expliqué plus haut, nous pensons aujourd'hui que c'est l'enveloppe primaire des Pyrénolichens qui peut correspondre à l'enveloppe péricentrale des Lécánorales. Or, on a vu, aux stades II et III, que le *V. cazzae* n'a pas d'enveloppe primaire. Il ne doit donc pas avoir d'enveloppe péricentrale, et on peut donc se demander si vraiment son enveloppe thalline peut en tenir lieu. D'une façon générale se pose ainsi le problème de la valeur morphologique de l'enveloppe thalline des Pyrénolichens. Dans la dernière partie de ce Mémoire, ce problème sera discuté, quand nous récapitulerons les observations faites, à ce sujet, sur les diverses espèces étudiées.

c) Dans le fond de la cavité périthéciale, l'appareil sporophytique produit les premiers *asques* (*a*). Ceux-ci ne sont pas accompagnés de paraphyses.

d) Dans l'involucre (*td*), les cellules ont grossi et sont toutes pourvues d'une grande vacuole. Dans la partie pleurale (*md*) de l'enveloppe secondaire, elles sont plus petites, allongées et non vacuolisées. Sur la coupe représentée, l'enveloppe secondaire n'entoure guère que la moitié supérieure du périthèce, mais il s'agit là d'un cas exceptionnel car dans les autres périthèces que nous avons pu observer à un stade, soit équivalent, soit un peu plus avancé, elle entourait presque totalement l'ascocarpe, comme nous l'avons décrit au stade V.

STADE VII : *Passage à l'état adulte* (Fig. 29, B et Fig. 30).

Pour passer au stade adulte, le jeune périthèce subit plusieurs modifications.

1. Il prend une forme nettement *conique* et se compose dès lors d'une partie basale aplatie et d'une partie supérieure pointue, celle-ci entourée par l'involucre.

2. Dans la partie supérieure, le creusement du *canal ostiolaire* (*co*) se poursuit, et à mesure sa paroi engendre de *nouvelles périphyse* (*pe*), en ordre basifuge. En même temps, plus bas, la cavité périthéciale (*v*) change de forme : elle s'élargit considérablement et devient plus large que haute.

FIGURE 30. — Développement des périthèces du *Verrucaria cazzae*.

A : périthèce adulte, et B : détail de sa région sommitale.

C : périthèce âgé et vide.

a : asque ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bt* : partie basale de l'enveloppe thalline ; *co* : canal ostiolaire ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *o* : ostiole ; *pe* : périphyse ; *q* : pseudo-paraphyse ; *tc* : appareil sus-hyménial ; *td* : involucre ; *v* : cavité périthéciale.

On remarquera que le canal ostiolaire n'est pas cylindrique. Il est conique ; plus exactement, il forme le sommet d'un cône dont la cavité périthéciale constitue la partie inférieure. Mais les périphyses le rétrécissent.

Les pseudo-paraphyses inférieures (*q*), formées les premières et attachées au toit de la cavité périthéciale, sont orientées vers le bas et pendent donc dans celle-ci. Les pseudo-paraphyses supérieures, formées ensuite, sont les périphyses du canal ostiolaire, vers l'axe duquel elles sont dirigées à peu près horizontalement. Entre ces deux groupes, le changement d'orientation se fait progressivement, sans solution de continuité, dans une zone intermédiaire formée de filaments ramifiés, à rameaux les uns plongeants, les autres plus ou moins horizontaux. Comme ces derniers sont les plus longs, le canal ostiolaire a sur toute sa longueur un diamètre sensiblement constant.

3. Dans la *paroi périthéciale* se produisent les changements suivants :

a) Sous la cavité périthéciale et en même temps que celle-ci, la partie *basale* aplatie de cette paroi s'accroît en diamètre.

Pour l'appareil sous-hyménial (*bc*) (= *coupe sous-hyméniale*), cette croissance résulte d'un étirement radial des cellules, qui en même temps se couchent et se stratifient. Ce phénomène débute sur la marge et progresse ensuite vers la région centrale. Sur la Fig. 29 B, il n'a pas encore atteint celle-ci, où les cellules sont déjà un peu aplaties, mais pas encore ovoïdes.

Au-dessous, la coupe (*bt*) formée par l'*enveloppe thalline* s'élargit et devient plus nette. Sur la Fig. 29 B, elle est formée de filaments grossièrement parallèles à la coupe sous-hyméniale et allongés radialement ; un espace vide la sépare de cette coupe, mais ses bords sont unis aux bords de celle-ci ainsi qu'à ceux de l'involucre.

b) Autour de la partie supérieure conique du périthèce, entre les pseudo-paraphyses et l'involucre, l'appareil sus-hyménial plectenchymateux (*tc*) se transforme en un *manchon conique*, composé d'hyphes orientées vers le sommet de la fructification, donc vers le futur ostiole. La formation de ce manchon commence autour de la base du périthèce, c'est-à-dire à l'endroit où sont apparues les premières pseudo-paraphyses ; à ce niveau, il est en continuité avec les bords de la coupe sous-hyméniale. Elle progresse vers le sommet, comme celle des pseudo-paraphyses ; sur la Fig. 29 B elle ne l'a pas encore atteint et celui-ci est occupé par un plectenchyme, qui est le reste de l'appareil sus-hyménial, destiné à la formation des dernières périphyses et du sommet du manchon.

4. Dans l'*invulcre* (*td*), les cellules vacuolisées augmentent encore de volume ; les plus proches du sommet du canal le font plus tardivement que les autres. Les deux ou trois assises externes se chargent d'un pigment brun, puis noirâtre, et se transforment en une calotte foncée, visible à la surface du thalle.

Dans la partie pleurale (*md*) de l'enveloppe, la forme et la taille des cellules ne changent pas.

5. Dans la cavité périthéciale, les *asques* (*a*) sont plus nombreux qu'au stade VI ; de nouveaux sont apparus dans l'intervalle des premiers formés. Nous n'avons pu observer sur nos coupes des asques mûrs contenant des ascospores ; cela tient vraisemblablement à ce que nos échantillons ont été récoltés trop tôt dans la saison. Pour la même raison nous n'avons pas pu étudier en détail la structure des asques.

Au cours de ces diverses modifications, le périthèce s'accroît selon toutes ses dimensions (Fig. 30, A). Dans sa partie moyenne, la plus volumineuse, son diamètre est, involucre compris, de 200 à 250 μ ; sa hauteur est de l'ordre de 150 μ . Il atteint, puis dépasse la surface du thalle, dont les couches supérieures lui font place en se nécrosant et sont finalement éliminées. La partie supérieure de l'involucre, autour du col, fait saillie sur le thalle. L'*ostiole* (*o*) s'ouvre au sommet du col ; il se perce dans le sommet de l'involucre (*td*), sans doute par écartement des cellules de celui-ci, ce qui donne une sorte de canal cylindrique très étroit prolongeant le canal du col, et dépourvu de périphyses (Fig. 30, B).

Comme nous l'avons dit ci-dessus, nous n'avons pas pu observer de périthèce mûr. Toutefois nous avons trouvé sur nos coupes des périthèces vides, probablement formés au cours de l'année précédente, ce qui nous permet de décrire l'évolution finale des parties stériles du périthèce.

A la fin de son développement (Fig. 30, C), le périthèce du *V. cazzae* devient un peu plus volumineux (260 $\times$ 170 μ), et plus proéminent à la surface du thalle. Sa cavité (*v*) est nettement conique, parce que le rétrécissement du col est tout à fait effacé. Les pseudo-paraphyses disparaissent ; seules quelques périphyses (*pe*) sont conservées, au sommet. Le canal creusé dans le sommet de l'involucre et l'*ostiole* (*o*) restent étroits. Autour de la cavité, le manchon est différencié jusqu'au sommet de la cloche sus-hyméniale (*tc*) ; les parois de ses cellules se pigmentent légèrement. Il en est de même de celles de la coupe sous-hyméniale (*bc*). Dans l'enveloppe thalline (*bt*), les cellules sont par contre fortement pigmentées, de même que celles de l'involucre et de la partie pleurale (*md*) de l'enveloppe secondaire.

2. LES ASQUES DU *V. cazzae*.

Pas plus que les coupes à la paraffine, les préparations par écrasement, bien que réalisées en grand nombre, ne nous ont permis d'observer des asques mûrs et les ascospores. Les jeunes asques (*a*) (Fig. 26, B) ont une forme cylindrique. Leur noyau est sphérique, volumineux (diam. : 5 μ env.) et pourvu d'un très gros nucléole. Ils naissent sur des dangeardies ascogènes à anses latérales (*al*).

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *V. cazzae* ET COMPARAISONS.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION.

Le périthèce du *V. cazzae* se développe à partir d'un primordium *semi-ascostromatique*. Celui-ci se transforme en totalité en un *carpo-*

centre, dans lequel se développe l'appareil *ascogonial*, et autour duquel il n'y a pas d'enveloppe *primaire*.

Le sommet du carpocentre produit un cône épical, qui représente la partie *tectale*, seule existante, d'une *enveloppe secondaire*. Celle-ci s'accroît ; sa partie supérieure donne sur l'ébauche périthéciale un *involucre*, au centre duquel est à la fin percé l'ostiole ; sa partie *pleurale* revêt progressivement les flancs de l'ébauche, mais elle ne se ferme pas sous celle-ci.

Dans l'ébauche périthéciale, le carpocentre devient *piriforme*, avec une *pointe apicale* filamenteuse. Au-dessous de celle-ci apparaît la *cavité périthéciale*, par écartement des cellules. Autour de cette locule, le plectenchyme carpocentral s'organise pour former une *garniture périloculaire*, composée d'une partie *sous-hyméniale* et d'une partie *sus-hyméniale*. Pour cela : 1. sous la locule, le plectenchyme carpocentral devient l'*appareil sous-hyménial*, qui a la forme d'une coupe et porte l'*appareil sporophytique*, puis les *asques* ; 2. au-dessus de la locule, la pointe apicale devient plectenchymateuse ; sa base s'élargit pour former l'*appareil sus-hyménial* ; selon son axe se perce le *canal ostiolaire*. De l'appareil sus-hyménial naissent des *pseudo-paraphyses*, qui pendent dans la cavité périthéciale ; dans le canal ostiolaire se développent de même des *périphyses*, qui ne diffèrent des pseudo-paraphyses que par leur situation. A la fin, l'appareil sus-hyménial prend l'allure d'un *manchon* conique, formé de filaments parallèles. Les pseudo-paraphyses restent courtes, elles ne se développent pas entre les asques. L'appareil sous-hyménial ne produit pas de *paraphyses*.

D'autre part, au cours des derniers stades du développement, une formation *thalline* légèrement différenciée enveloppe la partie inférieure du périthèce.

Dans le périthèce *adulte*, la cavité périthéciale contient les asques, qui ne sont pas entremêlés de filaments interascaux, puisqu'il n'y a pas de paraphyses et que les pseudo-paraphyses ne s'allongent pas jusqu'aux asques. La paroi périthéciale comprend : 1. une paroi *interne* d'origine carpocentrale, formée par la garniture périloculaire, et donc composée de l'appareil sus-hyménial, transformé en un manchon conique, porteur de pseudo-paraphyses, et de l'appareil sous-hyménial ; 2. une paroi *externe*, composée de deux parties d'origine différente : une partie basale, qui est une enveloppe thalline, une partie pleurale et une partie sommitale, celle-ci en forme d'involucre, qui représentent une enveloppe secondaire.

Cette interprétation présente avec celle que nous avons donnée en 1966 plusieurs différences, dont certaines ont déjà été signalées dans la description du développement du périthèce. Ainsi nous avons introduit ou précisé les concepts suivants : *enveloppe secondaire*, *appareils sus-hyménial* et *sous-hyménial*, *pseudo-paraphyses* et *périphyses*. D'autre part, nous avons formulé quelques hypothèses pour tenter d'interpréter le périthèce du *V. cazzae* par comparaison avec l'apothécie des Lécánorales. Nous allons voir maintenant que certaines

d'entre elles nous paraissent devoir être rejetées ou modifiées, notamment celles qui concernent :

- les rapports de l'enveloppe périthéciale externe du *V. cazzae* avec l'enveloppe péricentrale des Lécánorales. Nous avons déjà exposé notre conception actuelle de cette question ;

- les rapports de la pointe apicale du carpocentre avec le réseau paraphysoïde de ces mêmes Lichens ;

- les rapports du manchon formé par l'appareil sus-hyménial avec leur appareil parathécial.

Pour cela, nous examinerons successivement le primordium, le carpocentre, l'appareil ostiolaire et la paroi du périthèce du *V. cazzae* et nous comparerons ces diverses formations à celles qui leur sont équivalentes, non seulement chez les Lécánorales, mais également chez divers Pyrénomycètes et Discomycètes non lichénisants. Nous comparerons aussi entre elles les trois espèces de *Verrucaria* étudiées.

B — COMPARAISONS.

1) *Le primordium.*

Par sa structure plexiforme, le primordium du *V. cazzae* diffère de celui du *V. controversa*, qui est palissadique, mais il est semblable à celui du *V. confluens*. Comme ce dernier il peut rappeler, dans une certaine mesure, à la fois le primordium glomérulaire de certains Pyrénomycètes et celui des Lécánorales.

Par sa transformation totale en un carpocentre, dépourvu d'enveloppe primaire, le primordium du *V. cazzae* ressemble à celui des deux autres *Verrucaria* étudiés. Il s'oppose au contraire à celui des Lécánorales et des Pyrénomycètes ascoloculaires pyrénosphériens, chez lesquels il donne à la fois un carpocentre et une enveloppe, celle-ci étant l'enveloppe pyrénosphérienne des Pyrénomycètes et l'enveloppe péricentrale des Lécánorales. Nous avons toutefois déjà rappelé que ces enveloppes font également défaut chez les Pyrénomycètes *Leptosphaeria rusci* et *Venturia myrtilli*, ainsi que chez le *Lecanora subfuscata*.

2) *Le carpocentre.*

Chez le *V. cazzae*, le carpocentre dérive de la totalité du primordium ; il est formé par un *plexus* contenant l'appareil ascogonial ; il est d'abord sphérique, puis *piriforme*. Dans le périthèce adulte il donne, autour de la cavité périthéciale, qui est une locule à asques, les deux parties d'une garniture périloculaire, c'est-à-dire un *appareil sous-hyménial*, en forme de coupe et non paraphysogène, et un *appareil sus-hyménial*, qui produit des pseudo-paraphyses à croissance réduite et l'appareil ostiolaire, avec ses périphyses.

En 1966, nous avons comparé la coupe sous-hyméniale, qualifiée alors de coupe hypothéciale, à l'appareil paraphysogène des Lécánorales, et la pointe apicale du carpocentre à leur réseau paraphysoïde. La première de ces comparaisons nous paraît toujours valable, car les deux formations considérées représentent la partie basale du carpocentre et sont donc homologues. La seconde comparaison est

par contre discutable, car la pointe apicale du *V. cazzae* se transforme en un plectenchyme, qui produit des filaments à développement basipète (= pseudo-paraphyses), tandis que le réseau paraphyssoïde des Lécanorales est en principe transitoire et que, lorsqu'il persiste, comme par exemple chez les *Opegrapha* (qui sont des Graphidales), il constitue un réseau dans lequel se développent les asques. Par suite, la pointe apicale du *V. cazzae* et les formations qui en dérivent représentent plutôt un appareil sus-hyménial, homologue à celui du *V. controversa* et du *V. confluens*. Comme ce dernier, il doit aussi être homologue à la cloche sus-hyméniale des Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora* et au cône sus-hyménial des Sordariales (PARGUEY-LEDUC, 1966-1967), ainsi qu'à la lame sus-hyméniale des Discomycètes inoperculés (BELLEMÈRE, 1967).

Ainsi le carpocentre du *V. cazzae* se compose des mêmes éléments que celui du *V. controversa*, mais il ne comporte pas le réseau paraphyssoïde qui existe chez le *V. confluens*, comme aussi chez divers Discomycètes inoperculés et chez les Lécanorales.

3) L'appareil ostiolaire.

L'appareil ostiolaire du *V. cazzae* est presque entièrement formé par l'appareil sus-hyménial qui, en règle générale, produit la formation interne de l'appareil ostiolaire complexe des Pyrénomycètes (CHADEFAUD et AVELLANAS, 1967 ; PARGUEY-LEDUC, 1967). Chez les deux autres *Verrucaria* étudiés, cette formation existe seule, comme aussi chez les Pyrénomycètes ascoloculaires. Chez le *V. cazzae*, elle est au contraire complétée, au sommet, par un court canal creusé dans l'involucre, c'est-à-dire dans la partie supérieure de l'enveloppe secondaire, comme la formation dite *intermédiaire* (sensu CHADEFAUD) de l'appareil ostiolaire théorique des Pyrénomycètes. La formation de ce canal éloigne donc, dans une certaine mesure, le *V. cazzae* des Pyrénomycètes ascoloculaires, où son homologue fait défaut.

4) La paroi périthéciale.

Chez le *V. cazzae*, la paroi périthéciale est *double* ; elle comprend une paroi interne *carpocentrale*, formée par la garniture périloculaire, et une paroi externe dont la partie inférieure est une formation *thalline* et la partie supérieure une formation *secondaire*.

a) Comparaison avec la paroi périthéciale des *V. confluens* et *controversa*.

Chez le *V. confluens*, le périthèce possède aussi une paroi *interne*, d'origine carpocentrale, et une paroi *externe*, mais celle-ci est en totalité une formation *thalline* car chez cette espèce l'enveloppe secondaire ne se forme pas.

Chez le *V. controversa*, la paroi carpocentrale existe seule ; tout au plus peut-il exister un rudiment d'enveloppe primaire.

Ainsi les trois *Verrucaria* étudiés diffèrent l'un de l'autre par l'origine et la composition de leur paroi périthéciale.

b) Remarques sur l'enveloppe carpocentrale.

L'enveloppe carpocentrale du *V. cazzae* forme à la fin un *manchon*

conique limitant la partie supérieure de la cavité périthéciale. Ce manchon existe aussi chez les deux autres *Verrucaria* étudiés. En 1966, nous avons tenté de l'homologuer à l'appareil parathécial des *Lécanorales*, mais toutefois en supposant celui-ci réduit au manchon parathécial et à son revêtement interne de paraphyses secondaires, le revêtement externe amphithécial et la couronne faisant défaut. En fait, cette homologie est douteuse, car les deux formations envisagées diffèrent l'une de l'autre sur plusieurs points :

— le manchon du *V. cazzae* se différencie tardivement, après la production des pseudo-paraphyses et, comme celui du *V. confluens*, il provient de la réorganisation tardive de l'appareil sus-hyménial. Au contraire, le manchon parathécial des *Lécanorales* est, dès le début, formé de filaments, et son revêtement interne, constitué par des ramifications de ces filaments qui deviennent des paraphyses parathéciales, se différencie au fur et à mesure de sa croissance ;

— d'autre part, le manchon du *V. cazzae* appartient au *carpocentre* et c'est donc une formation d'origine *primaire*, tandis que celui des *Lécanorales* est une formation *secondaire*.

c) Remarques sur l'enveloppe secondaire.

L'enveloppe secondaire du *V. cazzae* peut être comparée aux formations pariétales secondaires qui existent chez divers autres Ascomycètes : l'enveloppe ascothéciale des Pyrénomycètes ascohyméniaux, l'appareil parathécioïde et l'appareil parathécial des Discomycètes inoperculés et l'appareil parathécial des *Lécanorales*.

L'enveloppe ascothéciale des Ascohyméniaux est constituée, selon CHADEFAUD (1960, 1965) et PARGUEY-LEDUC (1967) par un système de filaments recouvrants, nés du pied de l'ascogone, différencié le premier. Elle est donc fondamentalement en relation avec celui-ci, ce qui n'est pas le cas — d'après nos observations — de l'enveloppe secondaire du *V. cazzae*, de sorte que ces deux enveloppes ne semblent pas de même nature. Mais à ce sujet, il faut rappeler que les filaments recouvrants formant l'ascothécie des Ascohyméniaux ne dépendent eux-mêmes pas toujours de l'ascogone : certains peuvent être produits directement par le mycélium, comme on l'observe, par exemple, chez certains *Chaetomium*, dont le *Ch. globosum* (cf. CHADEFAUD et AVELLANAS, 1967), ou par le plectenchyme stromatique, lorsque celui-ci existe ; ils peuvent aussi apparaître avant l'ascogone, selon les observations de HÉAU (1968) chez le *Ch. senegalensis*. En dépit de ces remarques, qui modèrent les différences de nature entre l'enveloppe ascothéciale et celle du *V. cazzae*, les rapports de ces deux formations sont très hypothétiques. On peut noter que, de plus, elles ont un mode de développement différent : celui-ci est basipète, et d'ailleurs incomplet, chez le *V. cazzae*, acropète chez les Ascohyméniaux, où l'enveloppe ascothéciale entoure complètement le carpocentre.

L'appareil parathécioïde des Discomycètes inoperculés comprend, selon BELLEMÈRE (1967), un manchon et ses annexes (revêtement amphithécioïde externe, paraphyses du manchon, sur la face interne). Chez les plus évolués de ces Champignons, il produit à son sommet un appareil parathécial, constitué comme celui des *Lécanorales*. Le

manchon parathécioïde apparaît autour du carpocentre, à un niveau assez élevé, alors que l'ébauche apothéciale est encore close ; il se différencie ensuite vers le bas, de sorte qu'il peut rappeler l'enveloppe secondaire du *V. cazzae*. Mais la ressemblance est très incomplète, car celle-ci ne se garnit d'aucun revêtement et ne se développe pas du tout vers le haut.

Enfin le *manchon parathécial des Lécánorales* a une structure qu'on ne retrouve pas dans l'enveloppe secondaire du *V. cazzae*. Il se développe à partir d'un *pro-parathécium*, différencié autour des formations carpocentrales, et peut-être homologue au manchon parathécioïde des Discomycètes non lichénisants, mais très réduit ; il ne peut donc être comparé directement à l'enveloppe du *Verrucaria cazzae*.

Ainsi l'enveloppe secondaire du *V. cazzae* ne peut pas être homologuée complètement aux diverses formations pariétales secondaires des Ascomycètes. Cependant, son existence nous paraît significative, car on remarque que ces formations ne sont connues que chez des Champignons du type *ascohyménial*. Dans le type *ascoloculaire*, elles n'existent pas ; l'enveloppe périthéciale est toujours d'origine primaire. Elles apparaissent cependant chez certaines *Nectriales*, selon PARGUEY-LEDUC (1966-67), à l'extérieur de l'enveloppe primaire, qu'elles complètent ; ainsi, chez le *Nectria cinnabarina*, une enveloppe secondaire s'organise aux dépens du stroma ; chez le *Nectria episphaeria*, elle est formée de filaments mycéliens. De plus, la formation d'une telle enveloppe secondaire a souvent pour effet la disparition (par lyse) de l'enveloppe primaire. Or, PARGUEY-LEDUC considère que les *Nectriales* sont d'un type *intermédiaire entre celui des Ascoloculaires et celui des Ascohyméniaux* et qu'elles peuvent montrer comment l'évolution a conduit du premier au second. Le *V. cazzae* pourrait représenter, lui aussi, un stade de cette évolution, caractérisé par la *suppression de l'enveloppe primaire* (du moins sous sa forme typique, car l'enveloppe thalline la représente peut-être ?) et le *développement d'une enveloppe secondaire*, encore réduite à sa partie supérieure.

IV. — CONCLUSIONS SUR LES *VERRUCARIA* ETUDIÉS.

En définitive, l'étude des *V. controversa*, *confluens* et *cazzae* permet de préciser les ressemblances et les différences existant entre ces trois espèces.

Leurs caractères communs sont les uns morphologiques, les autres ontogéniques. On peut les récapituler de la façon suivante :

- *asques* du type *bitunique*,
- *ascospores* unicellulaires hyalines,
- cavité périthéciale contenant des *pseudo-paraphyses* courtes,
- périthèces pourvus d'un *col* garni de *périphyses*,
- ébauche périthéciale réduite à un *carpocentre dépourvu d'enveloppe*.

Les différences portent essentiellement sur les points suivants :

— *structure du primordium* : il est palissadique chez le *V. controversa*, plexiforme chez les deux autres espèces ;

— *origine et composition de la paroi périthéciale* : paroi carpo-centrale quasi-seule chez le *V. controversa*, doublée par une paroi externe, chez les deux autres espèces ; celle-ci est entièrement thalline chez le *V. confluens*, et au contraire en partie thalline et en partie secondaire chez le *V. cazzae* ;

— présence transitoire de paraphysoïdes chez une seule espèce : le *V. confluens* ;

— présence de paraphyses vraies chez une autre espèce : le *V. controversa*.

On a vu que les *Verrucaria* étudiés peuvent être rapprochés des Ascoloculaires Dothidéens du type *Pleospora* par l'organisation de leur périthèce, dont la cavité contient des pseudo-paraphyses, et par leurs asques, du type bitunique. Ce type est le plus nettement réalisé chez le *V. confluens*, dont les asques ont une nasse apicale, mais ce Champignon rappelle aussi les Discomycètes inoperculés primitifs. Au contraire, le *V. controversa* et le *V. cazzae* semblent avoir acquis, au cours de l'évolution, des caractères que l'on retrouve chez les Ascohyméniaux : formation de paraphyses vraies chez le *V. controversa*, d'une enveloppe secondaire incomplète et d'une ébauche de la partie dite « intermédiaire » de l'appareil ostiolaire chez le *V. cazzae*.

CHAPITRE III

LES PYRÉNOLICHENS A PARAPHYSES VRAIES
ET A PÉRITHÈCE TYPIQUEI. — ETUDE DU *DERMATOCARPON MINIATUM*
(L.) MANN

Le *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann (= *Endocarpon miniatum* Ach.) est un Pyrénolichen à thalle foliacé, fixé au support rocheux par un ombilic central (Fig. 31, A). Ce thalle comporte une ou plusieurs lames lobées, de 2 à 6 cm de large ; il est gris-brun et de consistance cartilagineuse. Les lobes sont arrondis, souvent fendus. La face inférieure est rougeâtre et glabre. Cette espèce est relativement commune en montagne sur les rochers souvent couverts d'eau. Les échantillons étudiés provenaient de Sixt (Haute-Savoie).

Le *Dermatocarpon miniatum* a déjà fait, de notre part, l'objet d'une Note, en 1965.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *D. miniatum*.

Ce développement nous a paru comporter sept stades successifs, dont le premier est celui du primordium périthécial, le dernier celui du périthèce adulte et les stades intermédiaires ceux de l'ébauche périthéciale en cours d'évolution.

STADE I : *Le primordium du périthèce* (Fig. 32, A).

D'après la plus jeune ébauche observée, ce primordium est représenté par un petit *massif primordial* (*pr*), ayant un diamètre de l'ordre de 25 μ et situé à l'intérieur du thalle (*th*), dans la partie moyenne ou inférieure de la couche gonidiale, mais dans une zone dépourvue de gonidies. Il est plexiforme, du type *semi-ascostromatique*, et formé

FIGURE 31. — Le thalle et les asques du *Dermatocarpon miniatum*.

A : thalle fructifié (X2).

B : hyphes ascogènes (X 1750).

C à I : asques. C, D (X 1750) et E (X 1100) : évolution morphologique de l'asque ; F (X 1750), G et I (X 1100) ; sommets d'asques ; H : asque ouvert (X 1100).

J et K : ascospores (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. E, F, H, I et K) ; vert Visba (fig. B, C, D et G) ; hématoxyline (fig. J).

a : asque ; *al* : anse latérale ; *ch* : chambre oculaire ; *da* : dôme apical ; *en* : endoascus ; *ex* : exoascus ; *gl* : globule lipidique ; *n* : nasse apicale ; *no* : noyau ; *pi* : couche interne, et *px* : couche externe de la paroi sporale ; *s* : ascospore.

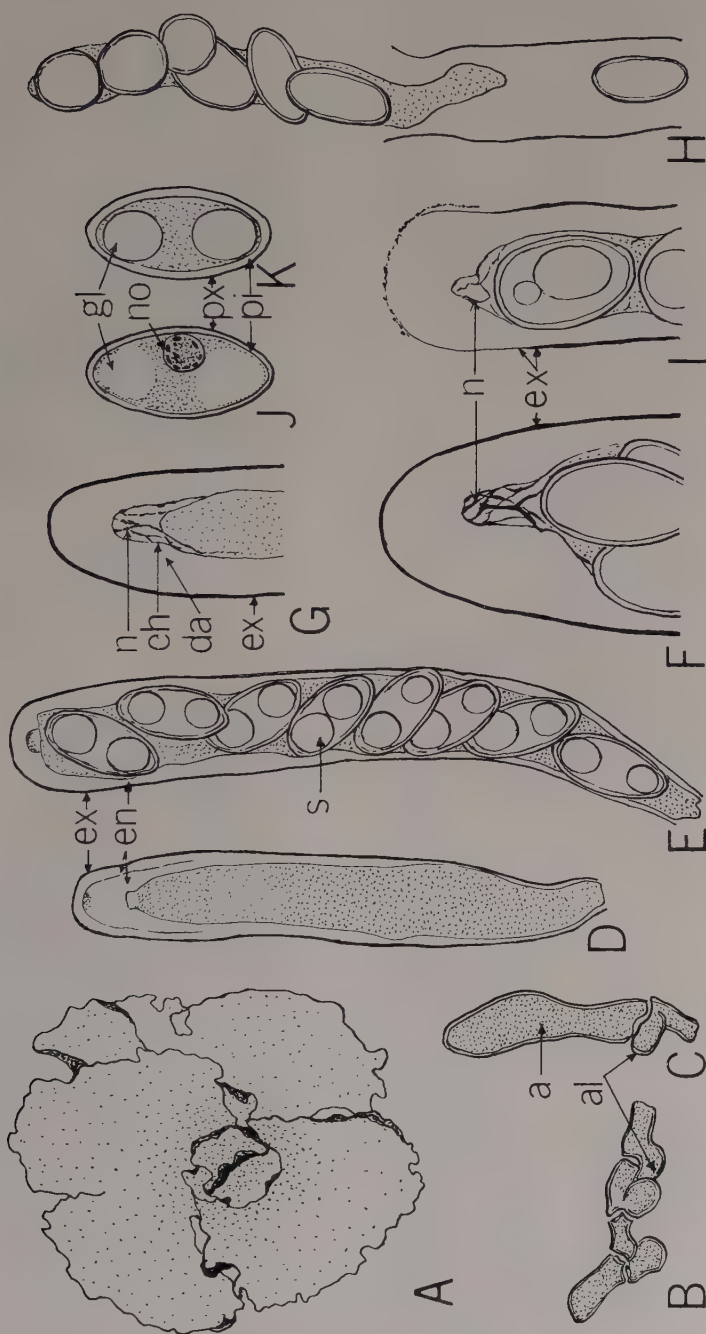


Fig. 31. — *Dermatocarpon minutum* (L.) Mann

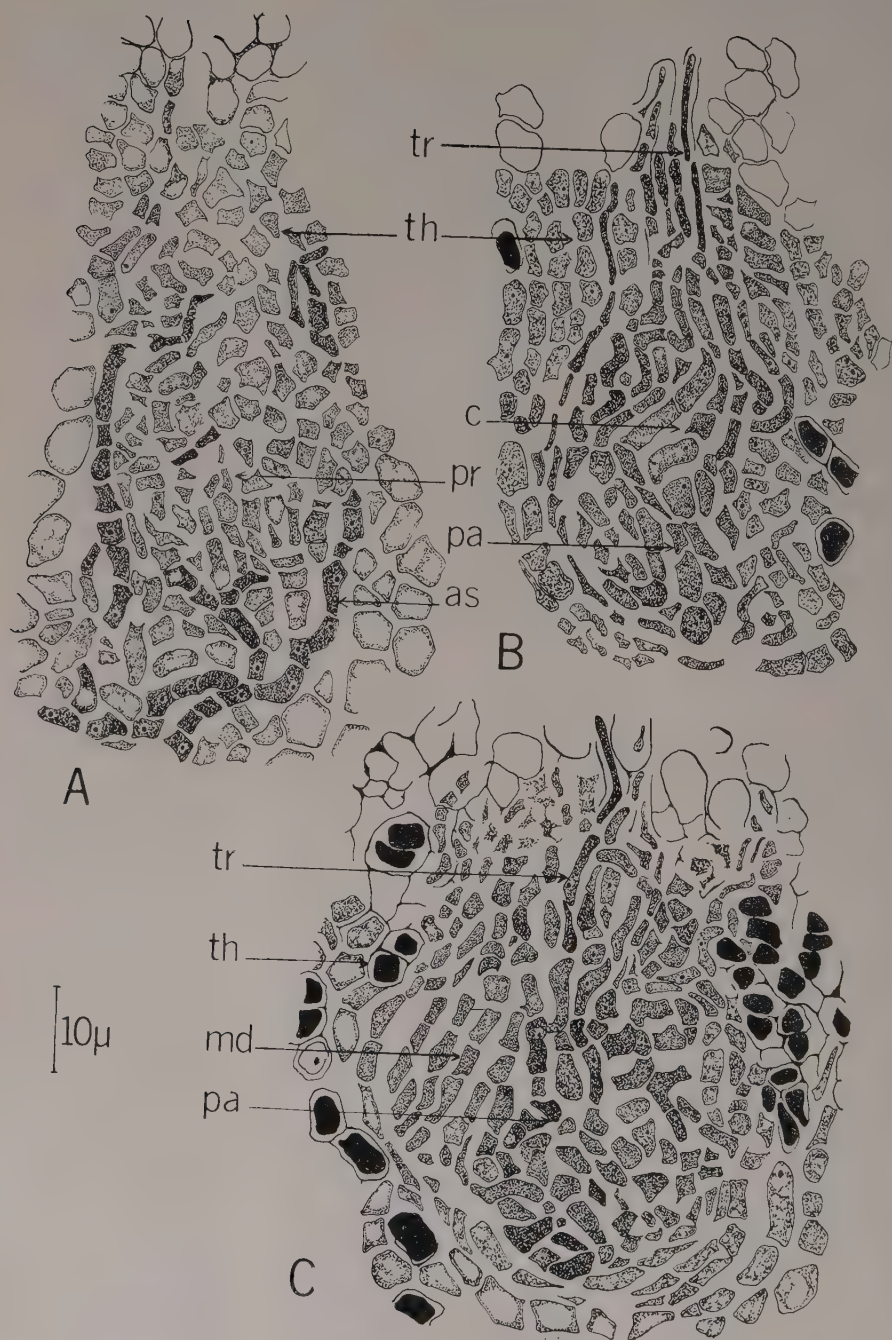


Fig. 32. — *Dermatocarpon minutum* (L.) Mann

d'hyphes éosinophiles. Il en émerge vers le haut un ou plusieurs filaments, qui représentent un *appareil ascogonial* (*as*) en voie de différenciation ; leurs cellules sont uninucléées et fortement éosinophiles ; ils croissent vers la surface du thalle.

Dans l'ébauche représentée, le massif primordial est situé dans la partie interne de la zone gonidiale, au contact de cellules thallines volumineuses et claires. Toutefois, les cellules du thalle qui surmontent ce massif et sont comprises entre les filaments qui émergent sont plus petites, avec un contenu dense et granuleux, comme celles du cortex supérieur du thalle. L'apparition des premiers éléments du primordium entraînerait donc des modifications dans la portion du thalle où elle se produit.

On verra plus loin que cette portion modifiée est ensuite incorporée à l'ébauche. Cela conduit à se demander s'il n'y a pas début de différenciation de l'appareil ascogonial, puis autour de celui-ci différenciation et accroissement progressifs du primordium, puis de l'ébauche périthéciale, aux dépens d'éléments thallins. Nous y reviendrons à propos du stade III du développement.

STADE II : *L'ébauche périthéciale, au moment de la formation du carpocentre* (Fig. 32, B).

Au stade II, le primordium se transforme *en entier* en un *carpocentre* (*c*). Pour cela, il devient plus compact et *piriforme*, avec le gros bout du côté interne et un diamètre équatorial voisin de 30 μ . L'*appareil ascogonial*, complètement différencié, se compose alors de *pelotons ascogoniaux* (*pa*), formés d'hyphes éosinophiles, situés dans la partie proximale globuleuse du carpocentre, et de *trichogynes* (*tr*) dressés, qui forment la partie distale, plus étroite, de celui-ci. Les trichogynes, en nombre variable (jusqu'à huit, d'après nos observations), sont groupés en un faisceau ; ils atteignent, puis dépassent la surface du thalle ; leurs cellules sont beaucoup plus longues que précédemment.

Autour de l'appareil ascogonial, la *partie stérile* du carpocentre s'accroît en englobant les hyphes du thalle qui surmontaient le massif primordial ; ces dernières sont encore reconnaissables dans la partie distale de l'ébauche. L'ensemble des éléments stériles du carpocentre est peu important dans l'ébauche représentée, car celle-ci s'est développée très près de la surface du thalle ; sa structure est homogène.

Ainsi, c'est la *totalité* du primordium qui donne le carpocentre ; de ce fait, celui-ci est *dépourvu d'enveloppe primaire* et constitue à lui seul l'*ébauche périthéciale*, au stade II. Mais de plus, cette ébauche s'accroît aux dépens des hyphes les plus proches du thalle.

FIGURE 32. — Développement des périthèces du *Dermatocarpon miniatum*.

A : stade I, le primordium du périthèce.

B : stade II, l'ébauche périthéciale au moment de la formation du carpocentre.

C : stade III, la formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; *c* : carpocentre ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *pa* : peloton ascogonial ; *pr* : massif primordial ; *th* : élément du thalle ; *tr* : trichogyne.

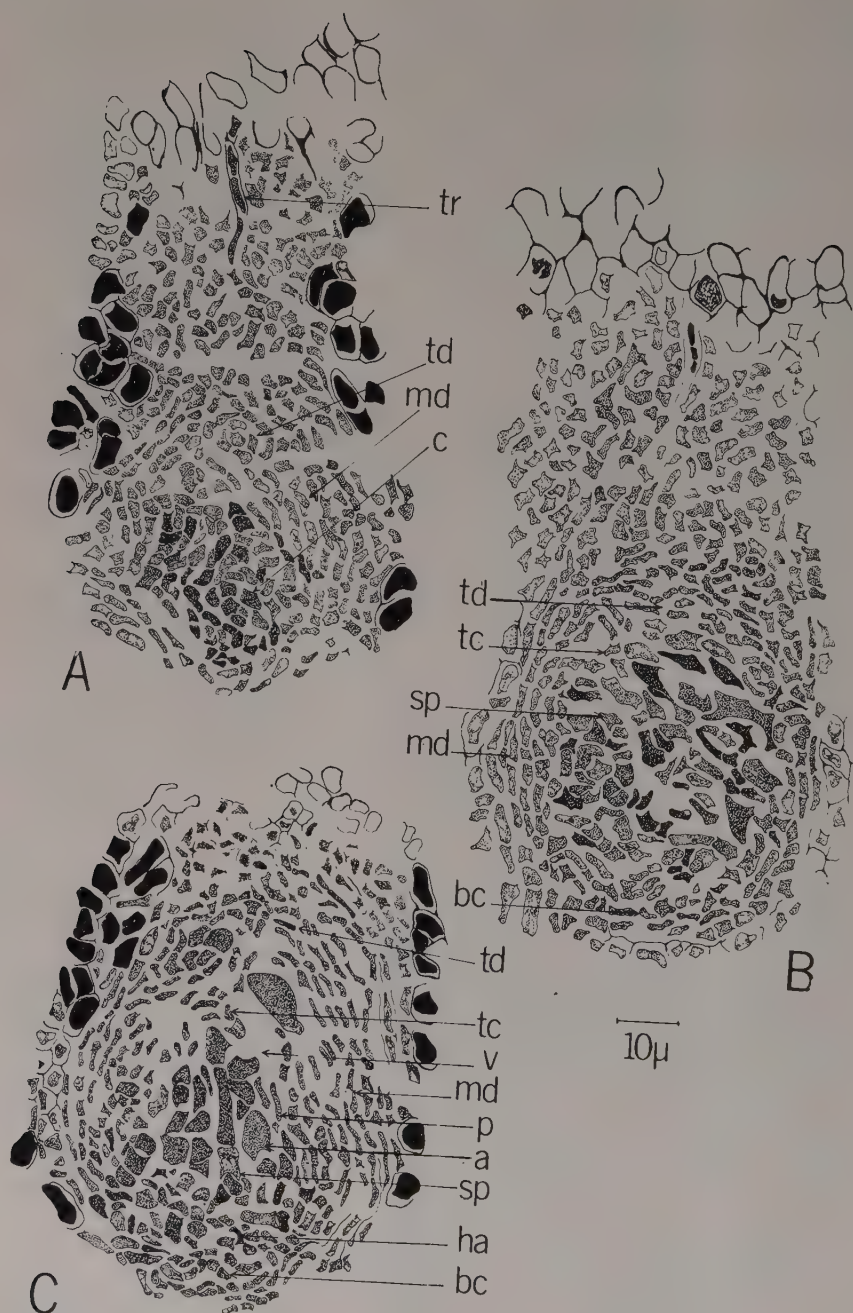


Fig. 33. — *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann

STADE III : La formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire (Fig. 32, C).

Ce stade est celui où se constitue l'ébauche d'une *enveloppe secondaire*, autour du carpocentre déjà différencié. Cette enveloppe apparaît sous la forme d'un *manchon* (*md*) d'hyphes verticales qui, appliquées contre les flancs du carpocentre, formeront ensuite sa partie *pleurale*. La différenciation de ce manchon a pour effet une croissance radiale importante de la partie proximale de l'ébauche ; elle atteint un diamètre proche de 60 μ dans la région équatoriale.

Les hyphes du manchon semblent provenir du thalle, car leurs cellules ont, au début, l'aspect des cellules thallines ; par la suite elles s'allongent et leur contenu devient moins granuleux. Or, on a vu qu'au stade II le carpocentre s'accroissait aux dépens du thalle. Il n'y aurait donc pas, dans le thalle, différenciation d'un primordium, se suffisant ensuite à lui-même pour produire le jeune périthèce : aux dépens du thalle, il y aurait *successivement* formation d'un *carpocentre*, puis *accroissement* de celui-ci, puis *différenciation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire*. Cette formation *progressive* de l'ébauche aux dépens d'éléments du thalle est ce qui confère à l'ontogénie du *D. miniatum* un caractère particulier.

STADE IV : La formation de la partie tectale de l'enveloppe secondaire (Fig. 33, A et B).

Il y a ensuite dégénérescence des trichogynes (*tr*) (Fig. A), puis de l'ensemble de l'appareil ascogonial (Fig. B), remplacé par des *cellules sporophytiques* (*sp*) de forme irrégulière, plus grandes que celles des pelotons et sidérophiles. Il est probable que ces cellules dérivent des cellules ascogoniales fertiles, qui les engendrent au lieu de dégénérer. Quelques cellules stériles sont conservées. L'ensemble du carpocentre s'accroît en diamètre (Fig. B : 55 μ) et en hauteur.

Autour du carpocentre ainsi transformé, le manchon annulaire (*md*) représentant la partie pleurale de l'enveloppe secondaire se développe *vers le haut*, pour édifier la partie *tectale* (*td*) de cette enveloppe. Pour cela, les hyphes qui le constituent se ramifient ; leurs ramifications internes s'allongent vers le haut, en s'incurvant vers l'axe de l'ébauche ; elles s'entremêlent et forment ainsi un *plexus conique* qui coiffe l'apex du carpocentre. Ce plexus représente l'ébauche du *col* du périthèce. La base du carpocentre demeure au contraire dépourvue d'enveloppe et en contact avec le thalle.

A ce moment, sous l'ensemble des cellules sporophytiques, les cellules carpocentrales commencent à former le futur appareil sous-

FIGURE 33. — Développement des périthèces du *Dermatocarpon miniatum*.

A et B : stade IV, la formation de la partie tectale de l'enveloppe secondaire.
C : stade V (début), formation de la cavité périthéciale.

a : asque ; bc : appareil sous-hyménial ; c : carpocentre ; ha : hyphes ascogènes ;
md : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; p : paraphyse ; sp : élément de
l'appareil sporophytique ; tc : appareil sus-hyménial ; td : partie tectale de
l'enveloppe secondaire ; tr : trichogyne ; v : cavité périthéciale.

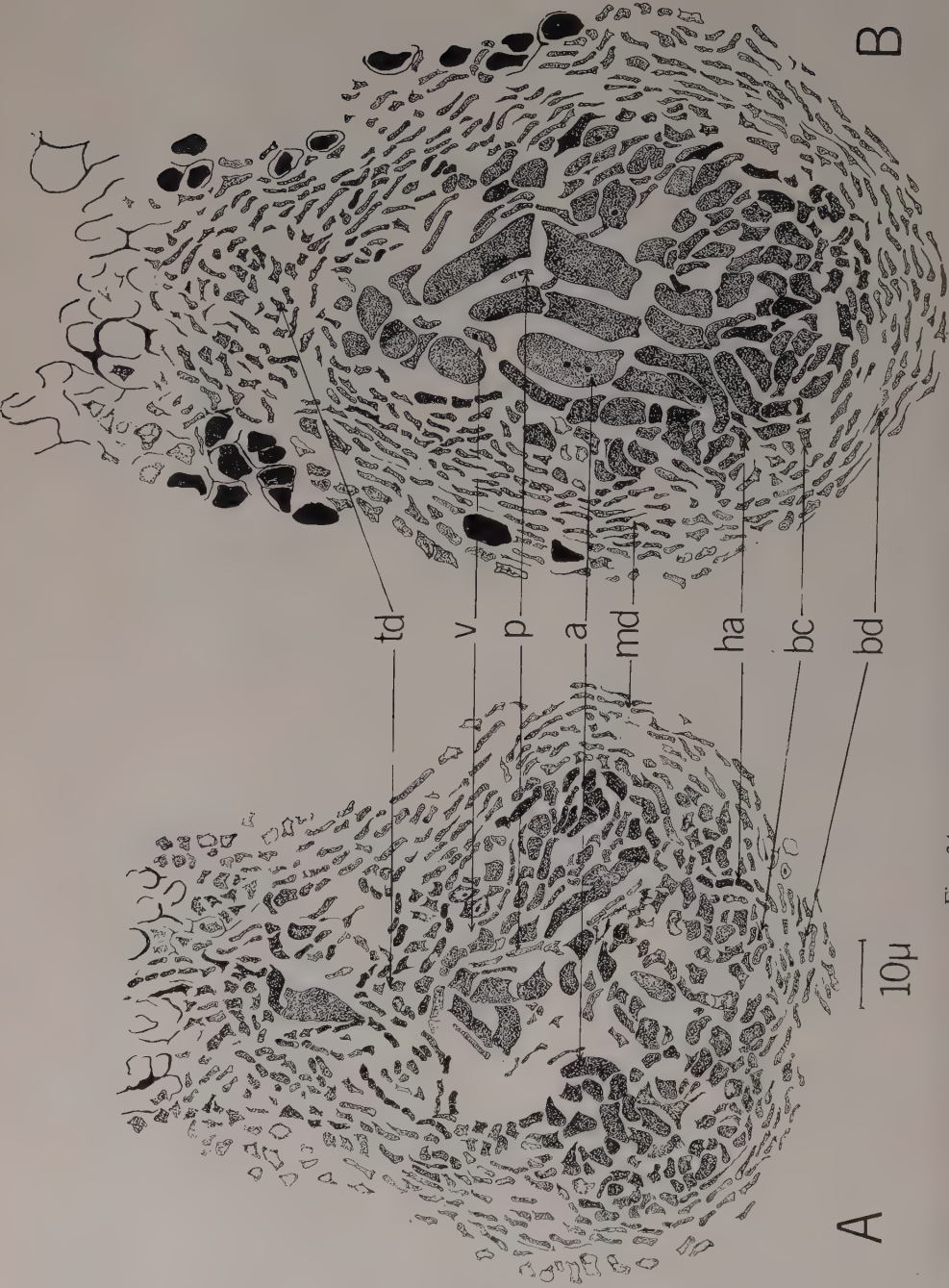


Fig. 34. — *Dermatoecyrtus minutus*.

hyménial (*bc*) ; au-dessus de cet ensemble, d'autres cellules carpocentrales équivalent à une ébauche rudimentaire d'appareil sus-hyménial (*tc*) (Fig. B).

STADE V : *Formation de la cavité périthéciale et de la partie basale de l'enveloppe secondaire* (Fig. 33, C et 34, A et B).

Au cours du stade V, l'ébauche périthéciale grossit beaucoup ; celle que représente la figure 34 B avait atteint ainsi une hauteur de 115 μ et un diamètre de 75 μ . La *cavité périthéciale* apparaît ; il s'y développe des *hyphes ascogènes* et des *asques*, ainsi que des *paraphyses*, peu nombreuses, engendrées par l'*appareil sous-hyménial*, désormais bien formé ; enfin l'enveloppe secondaire se ferme sous le périthèce, au-dessous de cet appareil.

Dès le début du stade V (Fig. 33, C) l'ensemble des cellules sporophytiques du stade IV commence à se disloquer et fait ainsi place à l'ébauche de la cavité périthéciale (*v*). Celle-ci contient alors des éléments divers qui sont, les uns sporophytiques, les autres d'origine carpocentrale.

Les éléments sporophytiques sont, d'une part, des cellules sporophytiques (*sp*) en voie de dégénérescence, d'autre part, des cellules fortement sidérophiles qui constituent les *hyphes ascogènes* (*ha*). Celles-ci sont petites et localisées dans le fond de la cavité ; elles engendrent les premiers *asques* (*a*), plus gros et en forme de massue.

Parmi les éléments d'origine carpocentrale, tous stériles, on peut distinguer : 1. dans la partie supérieure de la cavité, des cellules carpocentrales en voie de dégénérescence, dont l'ensemble peut représenter un *appareil sus-hyménial* (*tc*) rudimentaire, en voie de disparition ; 2. dans la cavité, quelques filaments qui, dressés entre les asques, sont des *paraphyses vraies* (*p*) ; 3. sous la cavité, des cellules appartenant à la base du carpocentre, dont l'ensemble forme un *appareil sous-hyménial* (*bc*) *paraphysogène*. Les paraphyses sont portées par les cellules de cet appareil.

Plus tard (Fig. 34), la cavité, agrandie, contient un grand nombre d'*asques* (*a*) et seulement quelques rares paraphyses (*p*).

L'*enveloppe secondaire* continue à se développer. Elle s'épaissit sur les flancs de l'ébauche. La partie tectale (*td*) plexiforme croît vers le haut ; ses hyphes les plus externes, dont l'extrémité atteint presque la surface du thalle, sont peu ou pas ramifiées et redressées subverticalement. L'ensemble forme un cône, dont la base évasée constitue la voûte de la cavité périthéciale. Enfin, l'enveloppe secondaire se développe aussi *vers le bas*, par croissance basipète de ses filaments, et ainsi elle se ferme sous le jeune périthèce (*bd*).

FIGURE 34. — Développement des périthèces du *Dermatocarpon miniatum*.

A et B : stade V (suite), formation de la partie basale de l'enveloppe secondaire.

a : asque ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bd* : partie basale de l'enveloppe secondaire ; *ha* : hyphe ascogène ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *p* : paraphyse ; *td* : partie tectale de l'enveloppe secondaire ; *v* : cavité périthéciale.

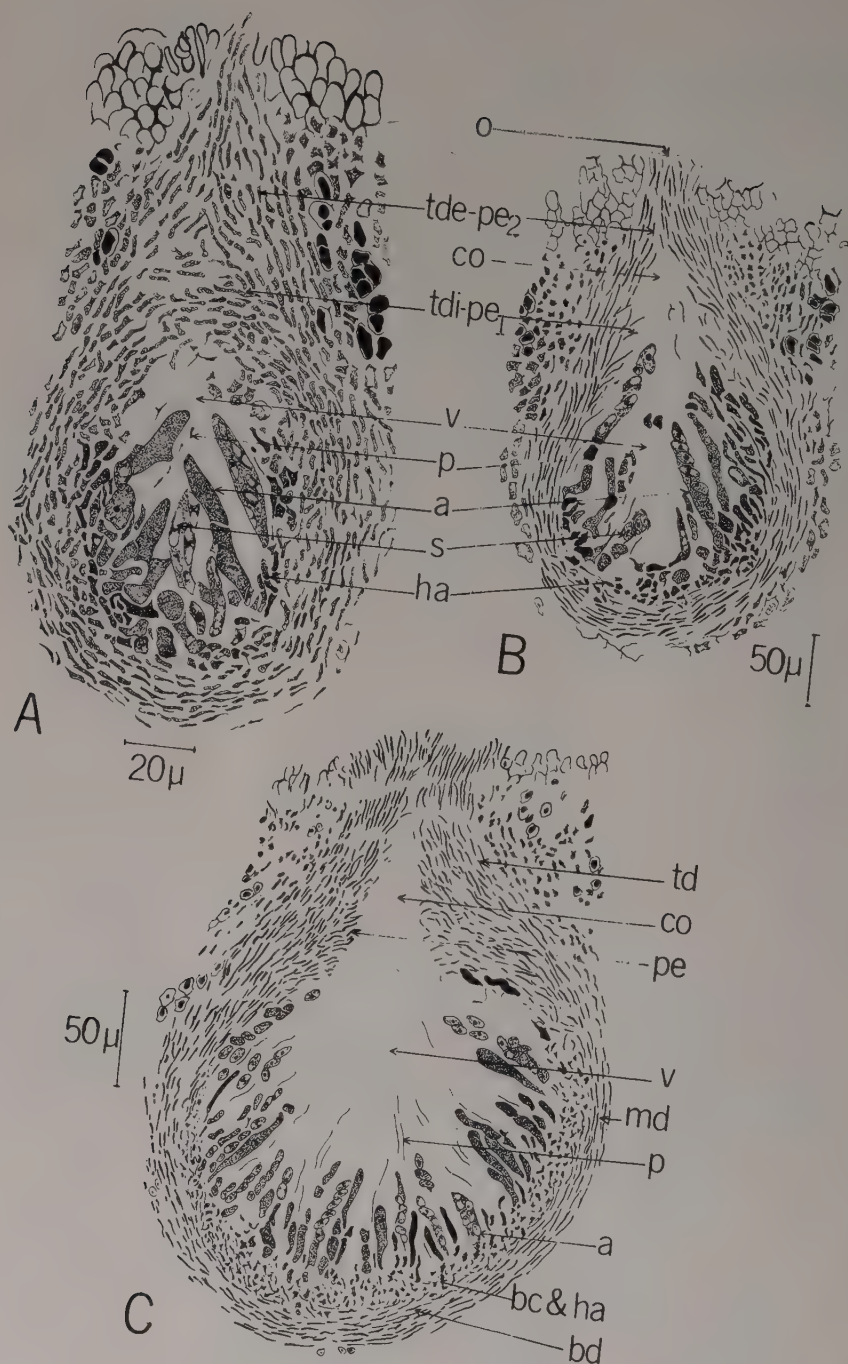


Fig. 35. — *Dermatocarpon minutum* (L.) Mann

Ainsi complétée, cette enveloppe constitue, à elle seule, la *paroi périthéciale*. On remarquera en particulier que la voûte de la cavité périthéciale lui appartient, au lieu d'être formée par l'appareil sous-hyménial, qui demeure rudimentaire et disparaît.

STADE VI : *Formation du col du périthèce* (Fig. 35, A).

Le *col* du périthèce se différencie à partir de la *partie tectale* de l'enveloppe secondaire. Celle-ci conserve, dans son ensemble, une forme conique, mais son sommet pointu atteint la surface du thalle. Elle se compose de deux parties emboîtées l'une dans l'autre :

— une *partie externe (tde)*, formée par les prolongements des hyphes externes de l'enveloppe (= de la paroi). Ceux-ci sont dressés, les premiers d'entre eux ont déjà été observés au stade précédent. Sauf les plus périphériques, ils produisent vers l'intérieur des ramifications, à extrémité libre dirigée vers l'axe du col et vers le haut ;

— une *partie interne (tdi)* tronconique, emboîtée dans la base de la précédente et *plexiforme* ; dans sa partie inférieure, qui forme la voûte de la cavité périthéciale, le plexus qui la compose est étiré radialement et parfois rompu.

Dans la *cavité périthéciale (v)*, les premiers *asques (a)* formés contiennent maintenant les *ascospores (s)*. Les hyphes ascogènes (*ha*) se développent en direction centrifuge, elles remontent très haut le long des flancs de la cavité. Les *paraphyses (p)*, très grêles, sont difficilement reconnaissables.

STADE VII : *Passage au périthèce adulte* (Fig. 35, B et C).

Le passage au stade adulte est caractérisé par la formation du *canal ostiolaire* et de l'*ostiole*.

Dans la base du col (Fig. B), le canal se forme par rupture, le long de son axe, du plexus interne. Autour, les extrémités rompues des hyphes de celui-ci prennent l'aspect de *périphyces (pe₁)*.

Plus haut, dans la partie sommitale du col, il y a écartement des hyphes dressées et de leurs ramifications internes, ce qui donne un *canal ostiolaire (co)* bordé de *périphyces (pe₂)* dirigées vers l'axe du col. Cette évolution se produit progressivement de bas en haut et aboutit à l'apparition d'un *ostiole (o)* au sommet.

Par la suite (Fig. C), la paroi, au niveau du col, continue à s'épaissir, le nombre de *périphyces (pe)* augmente. Au sommet, autour de l'*ostiole*, les filaments du col sont verticaux, non incurvés vers l'axe, et ils ne sont pas ramifiés.

FIGURE 35. — Développement des périthèces du *Dermatocarpon miniatum*.

A : stade VI, formation du col du périthèce.

B : stade VII, passage au périthèce adulte.

C : le périthèce adulte.

a : asque ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bd* : partie basale de l'enveloppe secondaire ; *co* : canal ostiolaire ; *ha* : hyphes ascogènes ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *pe 1* et *pe 2* : périphyces ; *s* : ascospore ; *td* : partie tectale de l'enveloppe secondaire (*tde* : hyphes externes et *tdi* : plexus interne) ; *v* : cavité périthéciale.

Dans le même temps, le périthèce atteint sa taille définitive : pour celui de la figure C, la hauteur est de 320 μ et le diamètre équatorial de 250 μ . Pour cela, il s'accroît dans toutes ses dimensions. Sa cavité (*v*) atteint un diamètre de 200 μ . Les *asques* (*a*) y forment avec les *paraphyses* (*p*), très grêles, dirigées vers le canal ostiulaire (*co*), un *hyménium* régulier, concave, qui en tapisse le fond. Leur nombre augmente par formation d'asques nouveaux, les uns en position intercalaire, entre ceux qui ont déjà produit leurs spores, les autres en position marginale, à la périphérie de l'hyménium. Il y a donc croissance à la fois intercalaire et marginale de celui-ci.

La *paroi périthéciale* est formée, tout autour de la cavité, de cellules à membrane épaissie et cytoplasme réduit.

2. LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DU *D. miniatum* (Fig. B à K).

Les asques sont produits par les *hyphes ascogènes* (Fig. B), formées de dangeardies à anse (*al*) nées les unes des autres. Elles forment un système d'hyphes très ramifié, développé principalement dans un plan horizontal.

Les *asques jeunes* (Fig. C) sont en forme de massue, puis ils s'allongent (Fig. D). A maturité, ils sont généralement cylindriques (Fig. E). Ils ont alors une longueur de 75 à 80 μ , un diamètre de 10 à 12 μ et contiennent huit ascospores (*s*) ellipsoïdales alignées en une série unique. Assez souvent cependant, ils présentent un renflement dans leur partie moyenne (diamètre : 13 à 17 μ) ; les spores y sont disposées sur deux rangs, ou en désordre.

La *paroi* de l'asque comporte un *exoascus* (*ex*), d'épaisseur régulière tout autour de l'asque et fortement réfringent, et un *endoascus* (*en*) épaissi au sommet, où il forme un *dôme apical* (*da*), parfois lamelleux (Fig. D). Ce dôme est très développé dans l'asque avant la maturation des spores (Fig. D) ; il se réduit ensuite. Il est creusé au sommet d'une chambre oculaire (*ch*), contenant un prolongement de l'épiplasme et une *nasse apicale* (*n*). Celle-ci est colorable par le bleu coton (Fig. F) et le vert Visba (Fig. G), et donc probablement chitinoïde. Elle est formée de baguettes réunies entre elles au sommet, bifurquées vers le bas, anastomosées et parfois torsadées, formant un ensemble complexe, d'ailleurs variable selon les asques, mais dans lequel on retrouve généralement quatre baguettes principales.

L'*asque mûr* s'ouvre selon le mécanisme du « *Jack-in-box* » (Fig. H) : rupture de l'exoascus et surrection de l'endoascus et de son contenu. Mais ce processus comporte quelques particularités. La rupture de l'exoascus se produit près du sommet de l'asque, à un niveau souvent marqué par un léger rétrécissement du diamètre de l'asque (Fig. D et I). De plus, un changement de texture du sommet de l'exoascus intervient quand la maturation de l'asque s'achève : il perd sa rigidité et se gélifie (Fig. I), de sorte qu'il ne forme pas un capuchon se détachant au moment de la déhiscence. L'endoascus lui-même doit diffuser, de sorte qu'il n'a pas pu être mis en évidence autour du contenu de l'asque quand celui-ci est projeté à l'extérieur.

Les *ascospores* (Fig. J et K) ont une forme ellipsoïdale ; elles mesurent $13-15 \times 7-8 \mu$. Elles sont hyalines, unicellulaires et uninucléées : le noyau, pourvu d'un ou deux nucléoles et d'amas chromatiques périphériques (Fig. J), est situé vers le milieu de la spore. Elles contiennent généralement deux gros globules lipidiques (*gl*). Leur paroi comporte une couche externe mince, réfringente et colorée en bleu par le bleu coton et le vert Visba, et une couche interne plus épaisse, mate et non colorée par ces substances.

3. COMPARAISON DE NOS RÉSULTATS AVEC LES DONNÉES DES TRAVAUX ANTÉRIEURS.

Le développement des périthèces des *Dermatocarpon* a été étudié par divers auteurs, notamment BAUR (1904), MOREAU (1932), STEVENS (1941) et DOPPELBAUR (1960). Nous comparerons nos observations à celles de ces auteurs, en analysant brièvement leurs travaux.

En ce qui concerne le début du développement, DOPPELBAUR indique que, chez le *Dermatocarpon miniatum*, l'appareil ascogonial apparaît tardivement dans l'ébauche périthéciale : cela est contraire à nos observations, ainsi qu'à celles de BAUR (chez la même espèce), de MOREAU (chez les *D. lachneum*, *aquaticum* et *cinereum*) et de STEVENS (chez le *D. aquaticum*), qui sont en accord avec les nôtres.

Tous les auteurs cités ci-dessus s'accordent pour noter, comme nous-même, l'existence possible de plusieurs trichogynes, la formation, autour de l'appareil ascogonial, d'une enveloppe dont le sommet se développe vers la surface du thalle, devient la paroi du périthèce et s'ouvre au sommet par un ostiole.

L'origine de la paroi périthéciale n'est guère précisée. Selon MOREAU, elle est formée par « les hyphes stériles situées au voisinage de l'ascogone », selon BAUR, par les « hyphes voisines du peloton » : ces deux auteurs la font donc dériver du thalle, comme nous l'avons nous-même supposé. Pour STEVENS, par contre, chez le *D. aquaticum*, la paroi est une différenciation de la périphérie du primordium.

En ce qui concerne le mode de développement de la paroi, seule la croissance de sa partie supérieure vers le haut est décrite ; BAUR précise que les hyphes y ont une disposition convergente. L'existence d'un développement basipète de la partie inférieure de la paroi n'est pas signalée.

A propos de l'appareil ostiolaire, les indications données par les différents auteurs ne sont pas en contradiction formelle avec nos observations, mais elles sont très incomplètes. BAUR indique seulement que l'ostiole se forme par écartement des hyphes de la paroi ; DOPPELBAUR note que les extrémités des hyphes de la paroi se dégagent et donnent des périphyces, ce qui n'est pas très clair ; STEVENS appelle « paraphyses » les filaments garnissant le col.

Enfin, au sujet de l'hyménium, DOPPELBAUR signale l'existence, à un stade intermédiaire du développement, de filaments qui pourraient être des paraphyses, mais ceux-ci ne sont pas distincts sur les photographies que cet auteur publie, de sorte que nous ne pouvons savoir avec certitude de quoi il s'agit.

Par contre, les divers travaux cités apportent des indications assez précises sur l'évolution de l'appareil nucléaire au cours du développement de l'asque, problème que nous n'avons personnellement pas étudié.

Enfin en ce qui concerne les asques, VEZDA (1968) les rattache, comme nous-même, au type bitunique-nassascé ; d'après une figure de cet auteur, la rupture de l'exoascus, lors de la déhiscence, se produit près de la base de l'asque et sépare du reste un long capuchon apical. Cela n'est pas en accord avec nos propres observations, mais s'explique peut-être par le fait que la déhiscence ainsi observée résultait d'une pression mécanique exercée sur un asque insuffisamment mûr.

4. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *D. miniatum* ET COMPARAISON AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *D. miniatum*.

Nous résumerons d'abord les observations que nous venons de présenter sur le développement des périthèces du *D. miniatum*, puis nous rappellerons l'interprétation que nous en avons donnée dans nos publications précédentes.

1) Résumé de nos observations sur l'ontogénie du périthèce du *D. miniatum*.

Le périthèce du *D. miniatum* se développe à partir d'un *primordium semi-ascostromatique*, qui donne tout entier un *carpocentre*, dans lequel l'*appareil ascogonial* est prédominant par rapport aux éléments stériles. Il n'est pas impossible que cet appareil se forme d'abord, et ensuite les éléments stériles, différenciés à partir d'éléments thallins.

Ce carpocentre devient piriforme, il s'accroît aux dépens des éléments voisins du thalle, puis il dégénère presque complètement au début du stade V. Sa base seule est alors conservée, elle forme un *appareil sous-hyménial cupuliforme et paraphysogène*. Sa partie supérieure, qui devrait former un appareil *sus-hyménial*, disparaît.

Autour du carpocentre se différencie une *enveloppe secondaire*. Elle se forme probablement aux dépens d'éléments du thalle. Elle apparaît sous l'aspect d'une formation annulaire, s'allonge ensuite vers le haut pour donner le *col* du périthèce, garni d'un *appareil ostiolaire*, puis vers le bas, jusqu'à revêtir complètement la base de l'ébauche, au-dessous de l'appareil sous-hyménial. Cette enveloppe secondaire devient à elle seule la *paroi* du périthèce.

L'*appareil ascogonial*, déjà distinct dans le primordium, porte plusieurs *trichogynes*. Dans la cavité du périthèce adulte, l'hyménium comporte des asques, du type *bitunique-nassascé*, et quelques *paraphyses*.

Si tous ces faits sont exacts, un caractère remarquable de l'ontogénie du *D. miniatum* est la formation *progressive* de l'ébauche périthéciale aux dépens d'éléments du thalle. En effet, il n'y a pas simplement différenciation d'un primordium dont dériveraient ensuite toutes les parties d'un périthèce, mais, aux dépens du thalle, d'abord différen-

ciation d'un primordium, qui devient un carpocentre, puis croissance de celui-ci, puis formation de l'enveloppe secondaire destinée à devenir la paroi périthéciale.

2) Rappel de l'interprétation précédemment proposée.

Dans notre Note de 1965, nous avons décrit le développement des périthèces du *D. miniatum* en distinguant seulement six stades, le stade II, pendant lequel se forme le carpocentre, n'ayant pas été reconnu. De plus, nous n'avions pu identifier les paraphyses qu'au stade adulte. Comme nous manquions de données pour interpréter les divers éléments de l'ébauche et du périthèce, nous avons seulement indiqué que l'enveloppe du *Dermatocarpon* nous paraissait différer, par son origine, de l'enveloppe péricentrale des Lécánorales, mais que par contre elle rappelait, par sa structure, le manchon parathécial de ces Discolichens.

Après avoir étudié le *Verrucaria cazzae* et analysé en détail, avec l'aide de M. CHADEFAUD, le travail de DOPPELBAUR sur les Verrucariacées (1959), nous avons tenté une interprétation générale du périthèce de ces Lichens (1966). En ce qui concerne le *D. miniatum*, celle-ci diffère sur plusieurs points de notre conception actuelle. Nous la rappellerons rapidement ici, nous réservant de la discuter dans le paragraphe suivant, où nous comparerons le périthèce du *D. miniatum* aux ascomarques de divers Ascomycètes. L'interprétation proposée en 1966 comporte les points suivants :

1. le périthèce du *D. miniatum* est dépourvu d'enveloppe péricentrale ;

2. son enveloppe interne est formée d'une coupe parathécioïde à développement basipète, d'un manchon parathécial, à développement acropète, et d'une couronne parathéciale, qui surmonte le manchon mais ne s'épanouit pas vers l'extérieur et n'est plus distincte à la fin ;

3. la partie interne de la coupe parathécioïde se transforme en une coupe paraphysogène, qui remplace le carpocentre et est en quelque sorte un carpocentre secondaire, ou deutérocentre.

B — COMPARAISONS.

Deux formations seront examinées successivement : le carpocentre et la paroi périthéciale.

1) Le carpocentre.

Le carpocentre du *D. miniatum*, qui dérive d'un primordium semiascstromatique différencié dans le thalle du Lichen, présente les particularités suivantes :

- a) Il dérive de la totalité du primordium : il est donc dépourvu d'enveloppe primaire, comparable à l'enveloppe péricentrale des Lécánorales ;

- b) Il est formé essentiellement par l'appareil ascogonial ; bien que sa partie stérile s'accroisse aux dépens des éléments voisins du thalle, elle demeure peu importante. Cette réduction du carpocentre rappelle celle qui a été décrite par PARGUEY-LEDUC (1967) chez certains Pyrénos-

mycètes ascohyméniaux, par exemple le *Triangularia bambusae*, dont le carpocentre, d'après les dessins de MOREAU et MOREAU (1950), comporte seulement un ménisque sous-hyménial paraphysogène, formé par sa base, mais pas de plectenchyme nourricier carpocentral. Selon PARGUEY-LEDUC, cette réduction du carpocentre est le résultat d'une évolution qui, à partir d'espèces à carpocentre complexe, comprenant un plectenchyme nourricier et une garniture périloculaire, a abouti à des espèces dépourvues de carpocentre s.s., comme le *Chaetoceratostoma longirostre*, étudié par DOGUET (1955), chez lequel l'appareil ascogonial existe seul à l'intérieur d'un glomérule qui devient tout entier la paroi du périthèce. De la sorte, le *D. miniatum* peut rappeler, par la composition de son carpocentre, des Pyrénomycètes ascohyméniaux relativement évolués ;

c) *Au cours du développement, le carpocentre du D. miniatum se réduit à un appareil sous-hyménial paraphysogène*, ce qui rappelle encore le *Triangularia bambusae*. On a pu remarquer que cette conception est différente de celle que nous avons exposée en 1966 ; nous pensions alors que le carpocentre se résorbait complètement et qu'il se différenciait à la fin un carpocentre secondaire, ou deutérocentre, à partir de la couche interne de la coupe parathécioïde. Notre conception actuelle découle de nouvelles observations, qui nous ont permis de distinguer des paraphyses dans l'ébauche périthéciale, à un stade où les cellules de la base du carpocentre existent encore, et où la base de l'enveloppe secondaire, formant ce que nous avons appelé la coupe parathécioïde, n'est pas encore formée : les paraphyses dérivent donc bien de la partie basale du carpocentre lui-même.

Ainsi réduit, à la fin du développement du périthèce, le carpocentre du *D. miniatum* peut rappeler celui de certains Pyrénomycètes ascohyméniaux relativement évolués, mais il diffère de celui des *Verrucaria*, précédemment étudiés, dont la périphérie forme au contraire une garniture périloculaire complète.

2) *La paroi périthéciale et l'appareil ostiolaire.*

La paroi périthéciale du *D. miniatum* représente une *enveloppe secondaire*. Son sommet forme le *col* du périthèce, garni d'un *appareil ostiolaire*.

Cette enveloppe a un *mode de développement* et une *structure* remarquables : elle est d'abord *annulaire*, entourant les flancs du carpocentre, puis ses hyphes s'allongent *vers le haut*, en se ramifiant vers l'intérieur, et forment le *col* du périthèce qui comprend deux parties :

- une partie *inférieure et interne* : le plexus du col, qui ensuite se rompt dans la région axiale ;

- une partie *supérieure et externe*, qui entoure et coiffe la précédente. Elle est formée par un faisceau d'hyphes divergentes, qui sont les prolongements des hyphes de la paroi et leurs ramifications internes : elles sont disposées en une *couronne péri-ostiolaire* sur le périthèce adulte.

Dans le même temps, l'enveloppe secondaire se ferme sous l'ébauche.

a) La structure de la paroi périthéciale ainsi produite nous a conduite à comparer (en 1966) sa partie inférieure au manchon parathécioïde des Discomycètes inoperculés et sa partie supérieure au manchon parathécial de ces Champignons, ainsi qu'à celui des Lécánorales.

Le manchon parathécioïde des Discomycètes inoperculés, qu'a décrit BELLEMÈRE (1967), a en effet, comme l'enveloppe secondaire du *D. miniatum*, un développement à la fois acropète et basipète. Cependant, il diffère de celle-ci sur plusieurs points (voir Fig. 70, p. 638) :

1. son développement basipète est peu important, de sorte que cette formation est seulement marginale ; elle ne se ferme pas sous le carpocentre ;

2. il porte en principe un revêtement amphithécioïde sur sa face externe et des paraphyses secondaires (= paraphyses du manchon parathécioïde) sur sa face interne, tandis que la coupe formée par l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* est nue et non paraphysogène ;

3. il produit vers le haut un appareil parathécial comprenant, lorsqu'il est typique, un manchon parathécial et une couronne parathéciale. Le manchon est revêtu d'hyphes amphithéciales sur sa face externe et garni sur sa face interne de paraphyses parathéciales, qui s'ajoutent à l'hyménium ; la couronne est sommitale. Chez les Lécánorales, un appareil parathécial à peu près identique existe, mais il est produit par un *pro-parathécium*, qui est peut-être un manchon parathécioïde réduit. Chez le *D. miniatum*, un manchon à développement acropète existe, mais ce n'est pas un parathécium typique parce qu'il n'a pas de revêtement amphithécial, mais seulement un revêtement interne, et que celui-ci est composé de périphyces qui, contrairement aux paraphyses parathéciales, ne font pas partie de l'hyménium ; de plus, la couronne péri-ostiolaire ne s'épanouit pas autant que la couronne parathéciale.

Cela dit, l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* peut encore rappeler l'appareil parathécioïde et l'appareil parathécial des Discomycètes parce qu'elle se différencie, comme eux, directement autour du carpocentre.

b) Par ailleurs, l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* nous paraît pouvoir être comparée à l'enveloppe ascothéciale des Pyrénomycètes ascohyméniaux. Comme on l'a déjà vu, ce terme désigne, selon CHADEFAUD (1960 et 1965) et PARGUEY-LEDUC (1967), le follicule dans lequel se développe l'hyménium de ces Pyrénomycètes. Ce follicule est formé par des filaments recouvrants nés du pied de l'ascogone, auxquels s'ajoutent souvent des filaments d'origine stromatique ou mycélienne. De son sommet dépend l'une des formations qui composent l'appareil ostiolaire complexe de ces Champignons : la formation « intermédiaire ».

Comme l'enveloppe ascothéciale des Pyrénomycètes ascohyméniaux, l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* se différencie autour

du carpocentre, elle devient la paroi périthéciale et forme le col et l'appareil ostiolaire du périthèce adulte.

La ressemblance est particulièrement nette avec le *Chaetoceratostoma longirostre*, étudié par DOGUET (1955). Chez ce Champignon en effet (Fig. 36, A) :

1. Les filaments recouvrants, nés de la base de l'archicarpe, se développent *vers le haut*, pour former la paroi (*fo*) et le col du périthèce, et *vers le bas*, en donnant un pédicelle (*pd*) qui fixe le périthèce au substrat. Leur mode de développement est donc semblable à celui des hyphes de l'enveloppe secondaire du *D. miniatum*. Toutefois, ces dernières forment une base cupuliforme au lieu d'un pédicelle. De plus, elles sont produites par le thalle, et non par le pied de l'ascogone, mais on a vu que chez d'autres espèces, le stroma ou le mycélium peuvent participer à la formation de l'ascothécie, de sorte que cette différence d'origine n'est peut-être pas essentielle ;

2. Les filaments recouvrants du *Chaetoceratostoma*, ou leurs ramifications, entrent en contact au-dessus de l'archicarpe, puis poursuivent leur développement, parallèlement les uns aux autres, et forment ainsi le *col* du périthèce. En même temps, ils produisent en direction de l'axe du col des ramifications centripètes qui s'entremêlent au-dessus du massif ascogène. Ils y forment un plectenchyme, qui s'étend finalement jusqu'au col. Ainsi, l'*appareil ostiolaire* du *Chaetoceratostoma*, qui dépend entièrement de l'enveloppe ascothéciale, comprend, de bas en haut (Fig. 36, A) :

- des files de cellules coalescentes, formant une voûte sous-ostiolaire (*vo*),
- des files obliques non coalescentes, ayant l'aspect de périphyses (*pe*),
- de longues files verticales au sommet (*efo*).

Il est donc disposé comme celui du *D. miniatum*, lequel dérive de l'enveloppe secondaire, la voûte sous-ostiolaire occupant la place du plexus du col. Toutefois, ce dernier se forme dès le début de la différenciation du col, tandis que le plectenchyme de la voûte sous-ostiolaire se différencie plus tardivement. Le mode de formation de l'ostiole est le même dans les deux cas.

En définitive, l'enveloppe ascothéciale du *Chaetoceratostoma* et l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* présentent entre elles des ressemblances qui indiquent qu'elles sont peut-être des formations homologues.

c) L'enveloppe secondaire du *D. miniatum* peut être, enfin, comparée à la paroi interne des ascocarpes des *Clavicipitales*, notamment l'*Epichloe typhina*, étudié par DOGUET (1960) (Fig. 36, B). Selon cet auteur, celle-ci est, en effet, comparable à celle du *Chaetoceratostoma longirostre*, dont on vient de parler, sauf que les ramifications centripètes des hyphes qui la constituent sont des paraphyses secondaires (*p'*), qui sont libres entre elles et cessent de s'allonger avant d'atteindre l'axe du périthèce, au lieu de s'intriquer pour former le plectenchyme de la voûte sous-ostiolaire. L'enveloppe interne de l'asco-

carpe de l'*Epichloe typhina* serait donc une *enveloppe ascothéciale* (fo).

Toutefois, cette interprétation a été discutée par CHADEFAUD (1960, 1965), PARGUEY (1967) et BELLEMÈRE (1967). Ces auteurs estiment, en effet, que les ascocarpes des Clavicipitales sont en réalité des apothécies, simulant des périthèces et comparables à celles des Ostropales, car leurs asques et leurs ascospores sont du même type que ceux de ces Discomycètes. Leur paroi interne équivaldrait à un *manchon*

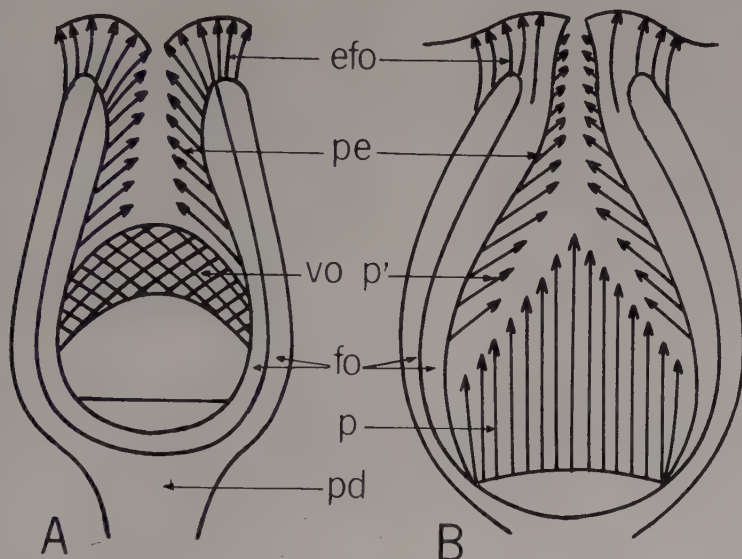


FIGURE 36. — Schémas de périthèces ascohyméniaux (d'après des figures de DOGUET).

A : périthèce du *Chaetoceratostoma longirostre*.

B : périthèce de l'*Epichloe typhina* (Clavicipitales).

efo : filaments sommitaux de l'appareil ostiolaire ; fo : paroi ascothéciale ; p : paraphyses primaires ; p' : paraphyses secondaires ; pd : pédicelle ; pe : périphyse ; vo : voûte sous-ostiolaire. Asques et éléments sporophytiques non figurés.

parathécioïde, et la couronne par laquelle elle se termine au sommet serait l'ébauche d'un *appareil parathécial*. Les paraphyses secondaires décrites par DOGUET seraient comparables à celles qui garnissent la face interne du manchon parathécioïde, mais elles sont extra-hyméniales.

Le cas de l'*Epichloe typhina* conduit ainsi à s'interroger sur les rapports possibles des appareils parathécioïde et parathécial avec l'enveloppe ascothéciale des Pyrénomycètes ascohyméniaux. A ce sujet, rappelons que PARGUEY-LEDUC (1967) a admis, à titre d'hypothèse, que ces deux formations pouvaient être homologues, cette conclusion découlant de la comparaison des ascocarpes des Pyrén-

mycètes ascohyméniaux avec ceux des Clavicipitales et du *Protobagiettoa parmigera*, Verrucariacée étudiée par DOPPELBAUR (1959). On voit que l'étude du *D. miniatum* apporte un nouvel argument en faveur de cette hypothèse.

d) Quant à l'appareil ostiolaire du *D. miniatum*, comme il dépend de la paroi périthéciale, et non du carpocentre, il équivaut à la partie « intermédiaire » de l'appareil ostiolaire typique des Pyrénomycètes, et non à sa partie « interne ». Il diffère ainsi de celui des *Verrucaria*, qui est du type « interne ». Cette différence s'explique par la dégénérescence du sommet du carpocentre, par lequel la partie « interne » serait engendrée.

EN CONCLUSION, le *Dermatocarpon miniatum*, par les particularités de son carpocentre (réduction de la partie stérile, présence d'un appareil sous-hyménial paraphysogène) et celles de son enveloppe secondaire (localisation, mode de développement et structure), rappelle à la fois des Pyrénomycètes ascohyméniaux et des Discomycètes inoperculés, et particulièrement les Clavicipitales et les Ostropales. Cependant il diffère fondamentalement de tous ces Ascomycètes par ses asques, qui sont du type bitunique-nassascé : ce type n'existe pas chez les Ascohyméniaux, qui sont des annellascés, le plus souvent unituniqués ; parmi les Discomycètes inoperculés, il est connu seulement chez quelques espèces, notamment le *Patellaria atrata*, qui a des apothécies relativement évoluées, avec un manchon parathécioïde court et un appareil parathécial cupuliforme, représentant un discopode imparfait ; les autres Discomycètes ont des asques qui se rattachent tous, plus ou moins nettement, au type unitunique-annellascé.

De plus, le *Dermatocarpon miniatum* diffère des *Verrucaria*, précédemment étudiés, par l'organisation de la cavité périthéciale (absence d'appareil sus-hyménial d'origine carpocentrale) et par celle de son appareil ostiolaire, qui dépend de l'enveloppe secondaire et non du carpocentre, et est donc du type « intermédiaire » et non du type « interne », comme celui de ces Lichens. Par contre, les asques sont du même type dans les deux genres.

Ces remarques semblent montrer qu'il n'y a pas de liaison stricte entre la constitution des asques et le développement de l'ascocarpe et qu'on doit donc envisager que, du moins dans une certaine mesure, le type ontogénique de la fructification et l'appareil apical de l'asque ont évolué indépendamment.

II. — ETUDE DU *PYRENULA NITIDA* (WEIG.) ACH.

Le *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach. est un Pyrénolichen crustacé corticole. Sous sa forme typique, il a un thalle grisâtre, endophléode, et des périthèces sphériques à paroi sombre, saillants à la surface du thalle et pouvant atteindre 1 mm de diamètre. Dans la variété *nitidella* Floerke (Schaer.), le thalle est plus petit et les périthèces ne dépassent pas 0,3 mm de diamètre. Dans les périthèces, l'hyménium se compose d'asques et de paraphyses ramifiées qui sont, selon

SANTESSON (1950), des paraphyses vraies. Les asques sont du type bitunique-nassascé (CHADEFAUD, 1960) ; à maturité, ils renferment huit ascospores brunes, phragmiées, formées de quatre cellules lenticulaires, séparées par des cloisons biconcaves.

Les échantillons étudiés ont été récoltés à la fin de l'hiver (janvier à mars) sur des charmes, en forêt de Chantilly (Val-d'Oise) et en forêt de Fontainebleau (Seine-et-Marne).

Nous avons déjà publié une étude de ce Lichen (JANEX-FAVRE, 1969), nous la reprendrons ici en la complétant et l'amendant sur quelques points.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *P. nitida*

Le développement des périthèces du *P. nitida* type nous a paru comporter sept stades successifs : celui du *primordium périthécial*, puis ceux de l'*ébauche périthéciale*, aboutissant au *périthèce adulte*. Pour la variété *nitidella*, ces stades n'ont pas tous été trouvés sur nos coupes mais, d'après nos observations, ils sont si semblables que nous ne ferons pas de chapitre particulier pour ce Lichen : les différences semblent en effet porter uniquement sur les dimensions des ébauches et du périthèce adulte.

STADE I : *Le primordium du périthèce.*

Ce stade n'a pu être observé mais, d'après les stades suivants, on peut penser qu'il est constitué par un îlot approximativement sphérique, situé à l'intérieur de l'écorce de l'hôte, entre des files, plus ou moins disloquées ou incurvées, de cellules du suber, et qu'il a une structure prosenchymateuse : le primordium du *P. nitida* serait donc de type *semi-ascostromatique*.

Indiquons ici que dans leurs études, déjà anciennes, relatives à l'ontogénie du *Pyrenula nitida*, FUISTING (1868) et BAUR (1901) parlent d'un « nodule initial », mais sans en préciser la structure ni le figurer. Il se peut que ce nodule soit le primordium du périthèce.

STADE II : *L'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire* (Fig. 37, A).

La plus petite ébauche observée est sphérique (diam. : 55-60 μ) et située dans la région profonde du thalle. Elle comprend deux parties : le *carpocentre* (c), formé par un plexus dense de cellules sidérophiles, occupant à la base et au centre de l'ébauche un volume sphérique d'environ 30 μ de diamètre, et autour une *enveloppe* (f). Celle-ci, différenciée à partir du primordium (qui n'a pas été observé) en même temps que le carpocentre, est une *enveloppe primaire* ; elle se compose d'hyphes disposées tangentiellement au carpocentre et formées de cellules allongées, peu sidérophiles. Cette enveloppe fait défaut sous l'ébauche. L'enveloppe primaire est, de la sorte, réduite à ses parties *tectale* et *latérale*.

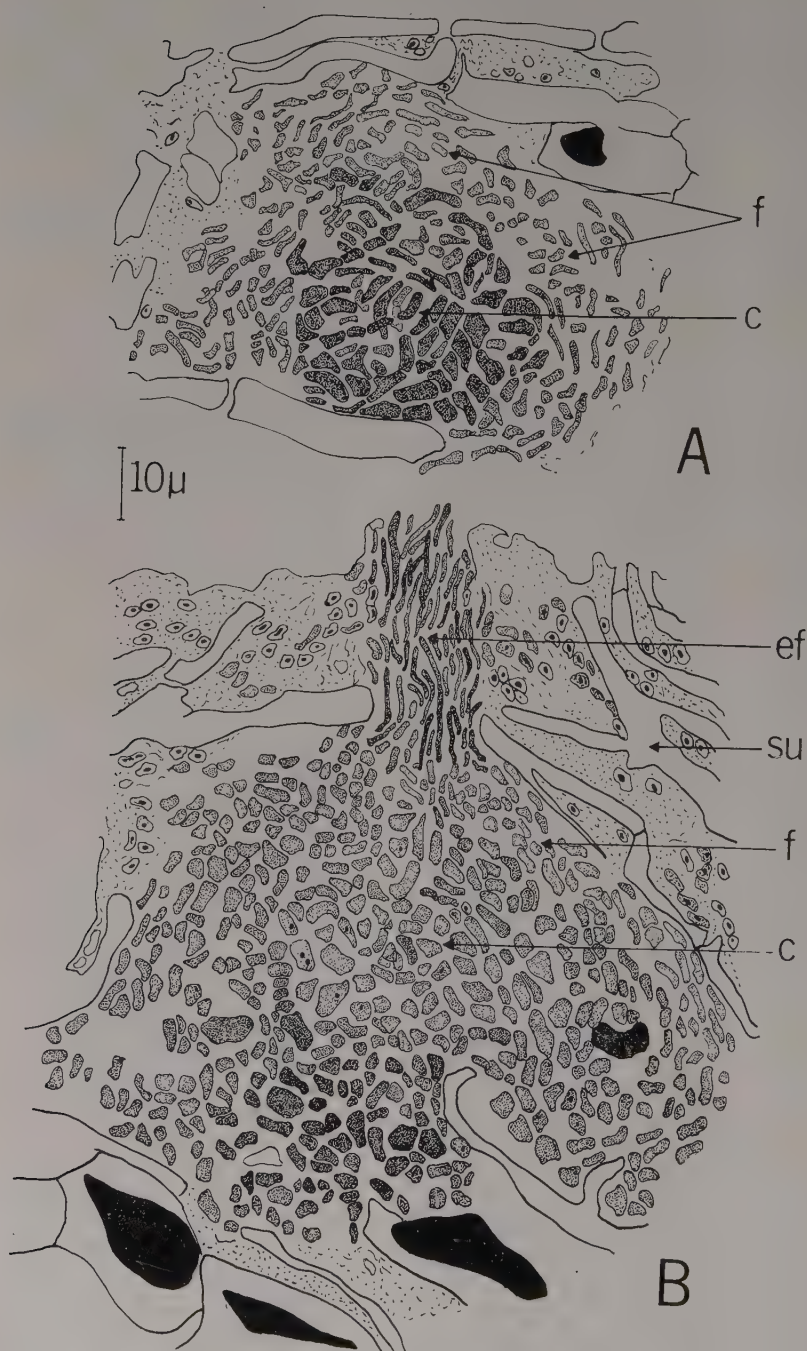


Fig. 37. — *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach.

STADE III : *Extension du carpocentre et formation du faisceau épical* (Fig. 37, B et Fig. 38, A).

Au stade suivant, l'ébauche a grossi ; elle est devenue piriforme, avec un sommet aminci, dirigé vers la surface du thalle (Fig. 37, B).

Le *carpocentre* (*c*) s'est accru ; dans l'ébauche représentée, il est presque sphérique (diamètre : 60 μ), mais il est parfois nettement ellipsoïdal, avec son petit diamètre parallèle à la surface du thalle. Son accroissement semble se produire à la fois vers le haut et vers le bas. Les assises du liège (*su*) entre lesquelles se développe l'ébauche sont en effet redressées autour de sa région apicale, tandis qu'elles s'incurvent pour former une coupe autour de sa région basale. Le plexus carpocentral n'est pas modifié, sauf en son sommet, où quelques-unes de ses cellules sont moins colorables que les autres et dressées verticalement.

L'*enveloppe primaire* (*f*) a suivi l'extension du carpocentre le long de ses flancs. Dans sa partie tectale, on n'observe plus que quelques hyphes disposées tangentiellement au carpocentre. Les surmontant, pour former la partie apicale étroite de l'ébauche, se trouve un *faisceau cylindrique* (*ef*) (diamètre : 15-20 μ) de filaments verticaux, très minces et très sidérophiles. Ces filaments sont portés, et sans doute produits, par le sommet de l'enveloppe primaire ; leur extrémité libre affleure à la surface du thalle. Ce faisceau, qui surmonte le carpocentre et dépend de l'enveloppe primaire, peut être appelé *faisceau épical*.

La figure 38 A fournit quelques précisions sur son mode de formation. D'après cette figure, il peut commencer à se différencier alors que le carpocentre (*c*) et l'enveloppe primaire (*f*) ne sont pas encore bien distincts dans la base de l'ébauche ; au début il est composé de filaments encore très courts, en relation avec la partie périphérique (= enveloppe primaire) de cette base. On remarquera en outre que la jeune ébauche représentée s'est développée entre les cellules du liège, qui par suite la traversent.

STADE IV : *Différenciation de la pointe apicale du carpocentre et du plancher de l'enveloppe primaire* (Fig. 38, B).

Par la suite, le carpocentre se modifie sensiblement. Il devient *conique*, avec son sommet dirigé vers la surface du thalle. Dans sa partie basale, fortement renflée (diam. : 100 μ), on observe parmi les hyphes du plexus plusieurs îlots de cellules volumineuses et sidérophiles, qui doivent être des *cellules ascogoniales* (*as*). Sa partie supérieure s'est amincie en une *pointe apicale* (*ic*), dont les cellules

FIGURE 37. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*.

A : stade II, l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire.

B : stade III, extension du carpocentre et formation du faisceau épical.

c : carpocentre ; *ef* : faisceau épical ; *f* : enveloppe primaire ; *su* : liège de l'hôte.

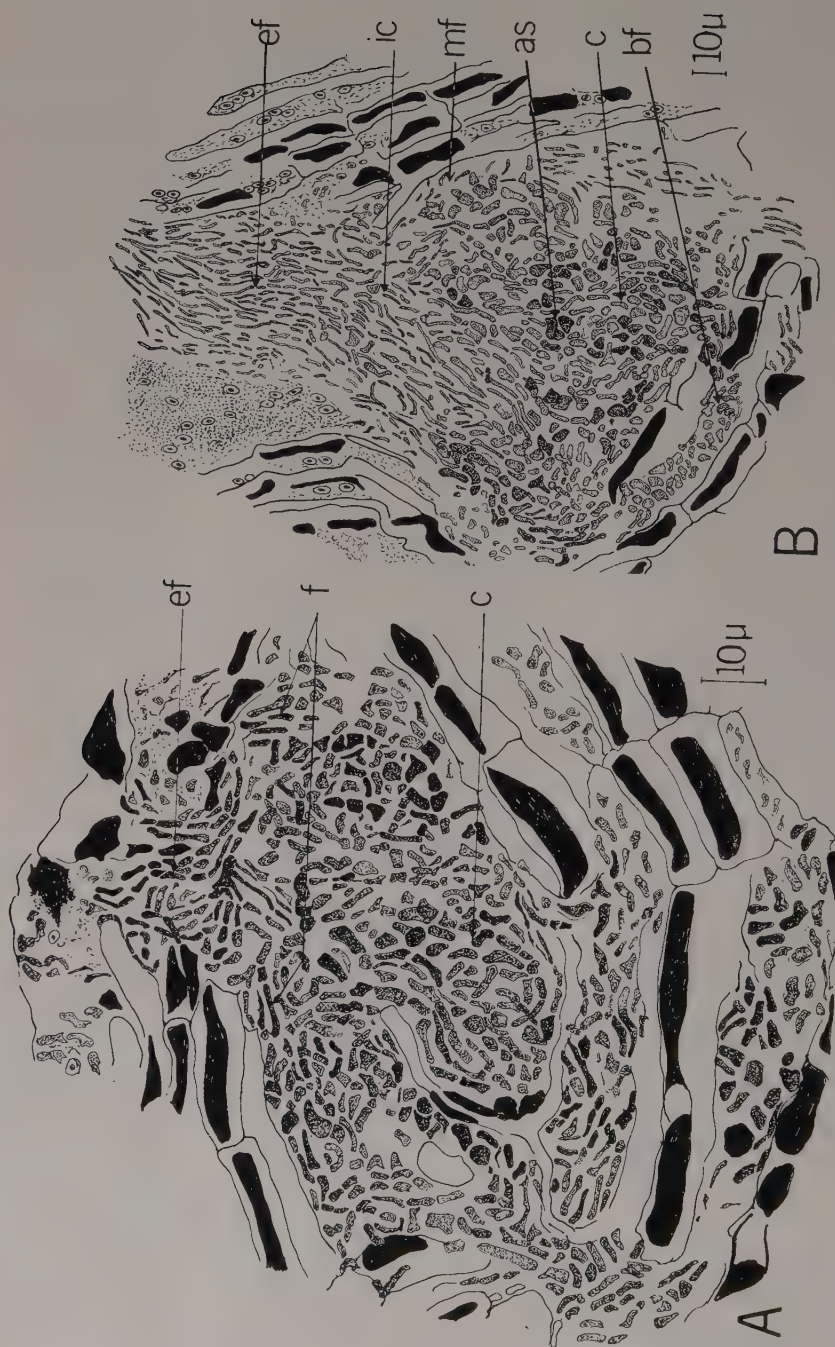


Fig. 38. — *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach.

sont fortement allongées et appartiennent à des filaments distincts, orientés verticalement. L'ensemble de ces filaments a quelque peu l'aspect d'une formation *paraphysoïde*. Leurs sommets s'insinuent dans l'axe du faisceau épical (ef) et diffèrent peu, morphologiquement, des hyphes de ce faisceau.

L'ensemble du plexus carpocentral, ainsi modifié, repose sur un *plancher cupuliforme mince* (bf), formé de petites cellules isodiamétriques. Il s'agit sans doute du *plancher de l'enveloppe primaire*, dont seules les parties tectale et pleurale étaient précédemment différenciées. A ce stade, la partie tectale est représentée par le faisceau épical (ef); la partie pleurale (mf) est formée d'hyphes dont les cellules se renflent et dont les parois s'imprègnent d'une substance fortement éosinophile.

Le stade IV est donc caractérisé par un changement de la forme et de la texture du carpocentre, qui devient *conique* et dont la partie supérieure se transforme en un *appareil d'allure paraphysoïde*, par la différenciation, dans sa base, d'un *appareil ascogonial* et par la formation de la partie basale (= *plancher*) de l'enveloppe primaire de l'ébauche.

Notons ici que BAUR, dans son étude ontogénique du *P. nitida* (1901), décrit et figure une ébauche à un stade intermédiaire entre nos stades III et IV. Il y remarque particulièrement un faisceau d'hyphes à croissance acropète, qui s'est formé avant la différenciation de l'appareil ascogonial; il compare ces filaments aux premières « paraphyses » du *Pertusaria communis*, lesquelles sont, selon LETROUIT-GALINOU (1966), des filaments paraphysoïdes. Pour un stade équivalent, FUISTING (1868) parle d'un faisceau d'hyphes croissant activement vers le haut, qu'on peut suivre jusqu'à la base de l'ébauche. Ces deux auteurs, nous semble-t-il, n'ont pu distinguer les filaments épicaux de ceux du plexus paraphysoïde, et cela parce qu'ils n'ont pas observé le stade III, où l'on voit apparaître le faisceau épical.

En ce qui concerne l'appareil ascogonial, FUISTING n'en dit rien, mais BAUR décrit des *ascogones* qui, formés de cellules uninucléées peu nombreuses, sont repliés irrégulièrement et comportent des portions rectilignes et des *trichogynes* intercalés parmi les filaments du faisceau, dont ils se distinguent par un contenu plus colorable et des parois plus minces. Pour notre part, chez le *P. nitida* nous avons observé seulement des ascogones sans trichogynes, mais dans la variété *nitidella* de ce Lichen (Fig. 39, A) nous avons effectivement retrouvé un appareil ascogonial comportant des trichogynes (tr) et identique à celui qu'avait décrit BAUR.

FIGURE 38. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*.

A : stade III, extension du carpocentre et formation du faisceau épical.

B : stade IV, différenciation de la pointe apicale du carpocentre et du plancher de l'enveloppe primaire.

as : élément de l'appareil ascogonial; bf : plancher de l'enveloppe primaire; c : carpocentre; ef : faisceau épical; f : enveloppe primaire; ic : pointe apicale du carpocentre; mf : partie pleurale de l'enveloppe primaire.

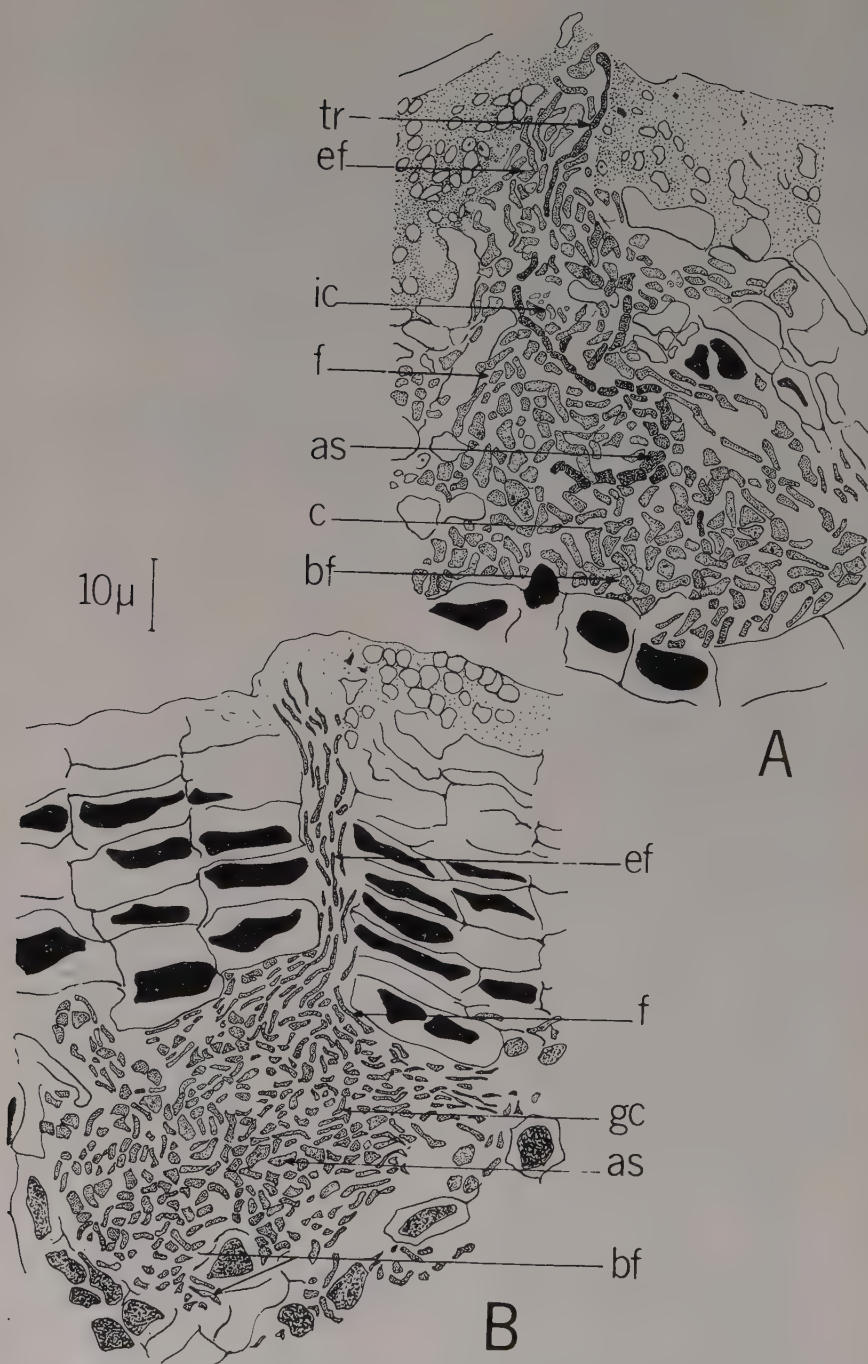


Fig. 39. — *Pyrenula nitida* var. *nitidella* (Floerke) Schaer.

Cet appareil ascogonial est différencié à l'intérieur d'un *carpocentre* (*c*) plexiforme, analogue à celui du *P. nitida* (forme type) au début du stade IV, et revêtu, comme lui, d'une *enveloppe primaire* (*f*) dont dépend le *faisceau épical* (*ef*). Celui-ci est court et étroit dans l'ébauche représentée par la figure A ; il est au contraire très long dans celle de la figure B. Dans cette dernière, les relations de dépendance du faisceau et de l'enveloppe sont très apparentes ; l'*appareil paraphysioïde* (*gc*) et le *plancher* (*bf*) de l'enveloppe primaire sont en voie de différenciation.

De la sorte, on remarque que la forme et les dimensions des ébauches périthéciales du *P. nitida* sont, pour un stade équivalent, sensiblement variables ; cela est vrai pour la forme type comme pour la variété *nitidella*. Ces variations sont sans doute en relation avec le niveau où le primordium s'est formé dans le thalle et avec la structure de l'écorce-hôte, laquelle dépend, dans une certaine mesure, de l'âge de l'arbre.

STADE V : *Épaississement de la paroi périthéciale* (Fig. 40, A).

Le stade V est marqué surtout par l'*épaississement de la partie pleurale* (*mf*) de l'*enveloppe primaire de l'ébauche*, qui devient la *partie primaire* de la *paroi périthéciale*. Cet épaississement est maximal autour de la base du faisceau épical (*ef*). Cette paroi est d'abord formée de cellules réunies par un ciment fortement éosinophile, puis elle acquiert une texture *lacuneuse*. Ses lacunes sont volumineuses et semblent provenir de la confluence de cellules, dont le gonflement s'est encore accentué et dont le contenu s'est résorbé. Les travées séparant les lacunes sont imprégnées d'un pigment brun. Vers l'extérieur et autour de la partie supérieure du faisceau épical, des éléments du thalle (*th*) et des cellules du liège (*su*) semblent s'incorporer à la paroi primaire du jeune ascocarpe : de la sorte celle-ci comporte, outre les éléments dérivés de l'enveloppe primaire, des éléments provenant du thalle. Ils constituent une sorte d'*enveloppe thalline*, mais qui n'est pas typique, car elle n'est jamais nettement délimitée par rapport à l'enveloppe primaire, à laquelle elle s'ajoute progressivement. Nous discuterons ultérieurement les relations possibles entre l'enveloppe primaire et cette enveloppe thalline.

Les autres modifications de l'ébauche périthéciale au stade V sont assez légères. La plus grande partie du plexus carpocentral, sauf sa base, se transforme en un *appareil paraphysioïde* (*gc*), remplissant ce qui deviendra par la suite la *cavité périthéciale*. L'*appareil ascogonial* (*as*) est représenté, sur nos coupes, par de courts filaments, formés de grosses cellules claires et uninucléées.

FIGURE 39. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*, variété *nitidella*. A et B : stade IV, ébauche périthéciale composée d'un carpocentre piriforme et d'une enveloppe primaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; *bf* : plancher de l'enveloppe primaire ; *c* : carpocentre ; *ef* : faisceau épical ; *f* : enveloppe primaire ; *gc* : appareil paraphysioïde ; *ic* : pointe apicale du carpocentre ; *tr* : trichogyne.



Fig. 40. — *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach.

Le *plancher* de l'enveloppe primaire (*bf*) est toujours mince et aplati. Sa croissance radiale résulte d'un allongement très apparent de ses cellules. Sa partie sommitale, c'est-à-dire le *faisceau épical* (*ef*), est inchangée ; malgré son allure paraphyssoïde, elle ne participe pas à la formation de l'appareil paraphyssoïde, qui est d'origine carpocentrale.

STADE VI : *Cavité périthéciale, paraphyses, appareil ostiolaire et enveloppe secondaire* (Fig. 40, B).

Au stade VI, le jeune ascocarpe est toujours piriforme, mais fortement accru radialement (diam. de base : 170 μ). L'enveloppe primaire épaissie entoure désormais une *cavité périthéciale*, qui commence à se former autour de l'appareil paraphyssoïde et qui communique avec l'extérieur par un *canal ostiolaire* déjà en formation.

Cette cavité est presque remplie par un massif conique, qui repose sur le plancher (*bf*) de l'enveloppe primaire, en son centre, et dans lequel on distingue, de bas en haut : 1. un *appareil sous-hyménial paraphysogène* (*bc*), dérivé de la partie basale du plexus carpocentral et formé de filaments enchevêtrés ; 2. sur cet appareil, des filaments dressés, à extrémité supérieure libre, qui sont, pensons-nous, de jeunes *paraphyses vraies* (*p*) ; 3. entre ces filaments, les éléments de l'*appareil sporophytique* (*sp*), représenté sur certaines de nos coupes par de volumineux pelotons ; 4. vers le haut, les restes de l'*appareil paraphyssoïde* (*gc*) qui, dérivé du plexus carpocentral, comme on l'a vu, est en voie de résorption.

La partie apicale étroite de l'ébauche, formée par le faisceau épical, se transforme en un *appareil ostiolaire*. Un *canal ostiolaire* axial (*co*) s'y dessine ; il est bordé de *périphyses* (*pe*) qui semblent être les extrémités ou des ramifications des filaments épicaux. L'appareil ostiolaire est engainé jusqu'au sommet par l'enveloppe primaire accrue d'éléments thallins, ainsi qu'on l'a vu au stade précédent.

Entre la partie pleurale de l'enveloppe primaire et le faisceau de paraphyses se développe une *enveloppe secondaire*, constituée par un *manchon* (*md*) de filaments qui revêt intérieurement les flancs et la partie supérieure de la cavité périthéciale, ainsi que la base du canal ostiolaire. Ces filaments prennent naissance dans une *zone annulaire* (*i*) située sur le bord du plancher de l'enveloppe primaire. Cette zone paraît accroître également l'appareil paraphysogène, ce que

FIGURE 40. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*.

A : stade V, épaississement de la paroi périthéciale.

B : stade VI, cavité périthéciale, paraphyses, appareil ostiolaire et enveloppe secondaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bf* : plancher de l'enveloppe primaire ; *co* : canal ostiolaire ; *ef* : faisceau épical ; *gc* : appareil paraphyssoïde ; *i* : zone annulaire de croissance marginale ; *md* : partie pleurale (= manchon) de l'enveloppe secondaire ; *mf* : partie pleurale de l'enveloppe primaire ; *p* : paraphyse ; *pe* : périphyse ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *su* : liège de l'hôte ; *th* : élément du thalle.

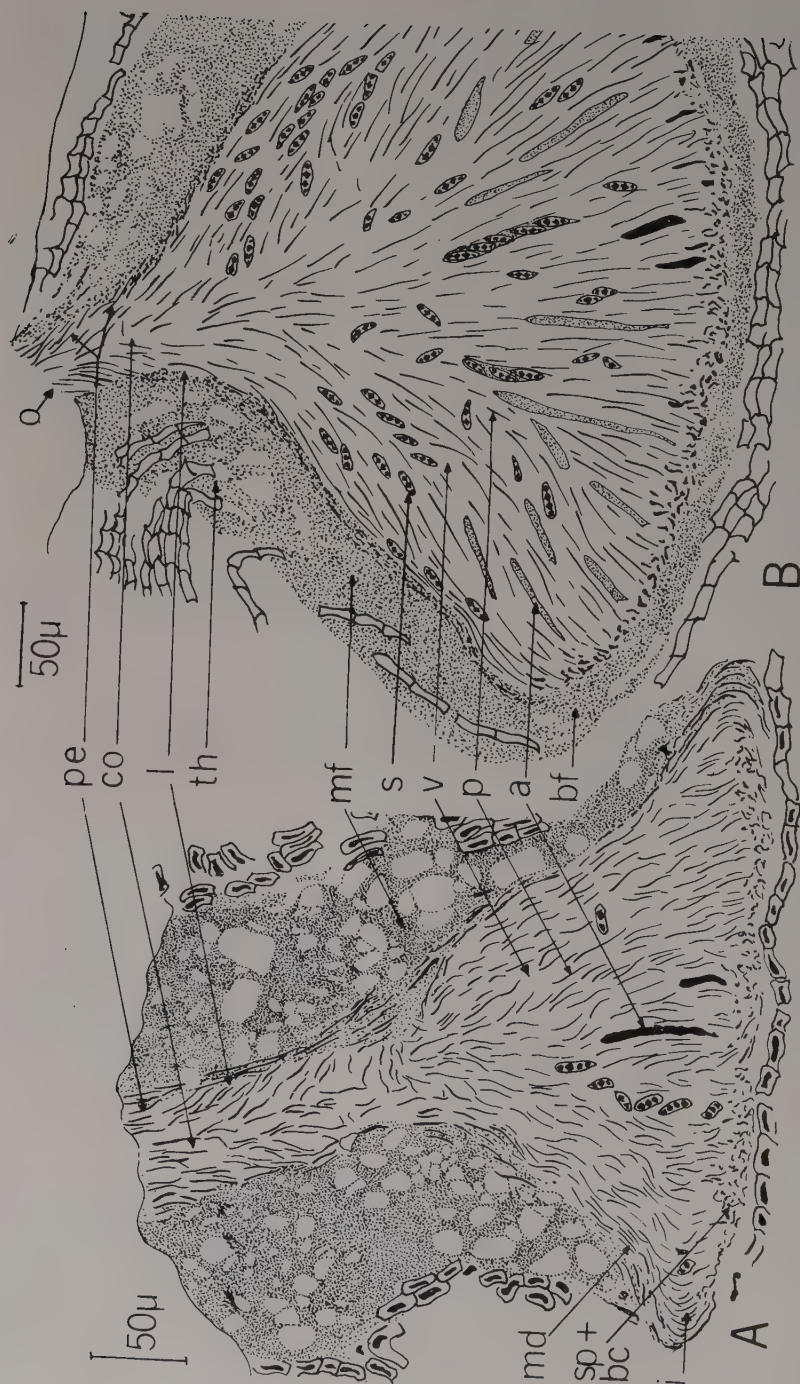


Fig. 41. — *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach.

semble montrer l'existence de paraphyses très courtes, et donc plus jeunes, à la périphérie du massif conique central. Par sa situation et son rôle, cette zone annulaire basale est comparable à la *péribase* qui, chez les Lécánorales, selon LETROUIT-GALINOU (1966), est responsable de la croissance marginale de l'ébauche apothéciale.

Le manchon lui-même se développe *secondairement* autour du massif conique carpocentral. Il est destiné, comme on le verra plus loin, à former la partie *interne* de la paroi périthéciale, et il a donc bien la valeur d'une *enveloppe secondaire* rudimentaire. Il a une croissance exclusivement *acropète*.

Le stade VI est donc marqué par une *évolution complexe du carpocentre* : sa base forme un *appareil sous-hyménial paraphysogène* ; le reste, transformé en *appareil paraphysoïde*, disparaît progressivement et fait place à la *cavité périthéciale*, que des *paraphyses vraies* remplissent peu à peu. De plus, une sorte de *péribase* accroît en diamètre l'appareil sous-hyménial paraphysogène et produit vers le haut une *enveloppe secondaire* réduite à un *manchon* tronconique.

STADE VII : *Passage au stade adulte* (Fig. 41, A et B).

Dans le *jeune périthèce* adulte (Fig. A), la cavité périthéciale (*v*) est d'abord encore conique ; elle devient ensuite *piriforme* (hauteur : 300 μ , dont 100 μ pour le col ; diam. de base : 300 μ), parce que sa croissance est maximale dans sa partie supérieure, dont le rétrécissement s'efface. La *paroi* s'épaissit considérablement autour du col (*l*), ce qui fait que l'ascocarpe dans son ensemble a la forme d'un tronc de cône (diam. à la base : 330 μ , au sommet : 280 μ). Sa partie pleurale (*mf*), mince, est de plus en plus chargée de pigments. Ceux-ci imprègnent aussi le plancher (*bf*) de l'enveloppe primaire, en commençant par sa zone périphérique.

La zone annulaire de croissance n'est plus distincte. L'*enveloppe secondaire*, en forme de manchon tronconique (*md*), qu'elle a produit, brunit et s'ajoute, sur sa face interne, à l'enveloppe primaire.

Dans la *cavité périthéciale*, les *paraphyses* (*p*) sont nombreuses. Entre elles se développent des *asques* (*a*). L'appareil sous-hyménial paraphysogène (*bc*) et les *hyphes sporophytiques* (*sp*) forment une couche mince, superposée au plancher de l'enveloppe primaire.

Par la suite le périthèce continue à grossir et devient *sub-globuleux* (diam. : 500 μ environ, Fig. B). Il fait saillie à la surface du thalle où se forme l'*ostiole* (*o*), à l'extrémité du canal ostiolaire (*co*). Celui-ci est garni de *périphyse* (*pe*), qui n'ont pas toutes la même origine :

FIGURE 41. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*.

A et B : stade VII, passage au stade adulte.

a : asque ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bf* : plancher de l'enveloppe primaire ; *co* : canal ostiolaire ; *i* : zone annulaire de croissance marginale ; *l* : col ; *md* : partie pleurale (= manchon) de l'enveloppe secondaire ; *mf* : partie pleurale de l'enveloppe primaire ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *pe* : périphyse ; *s* : ascospore ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.

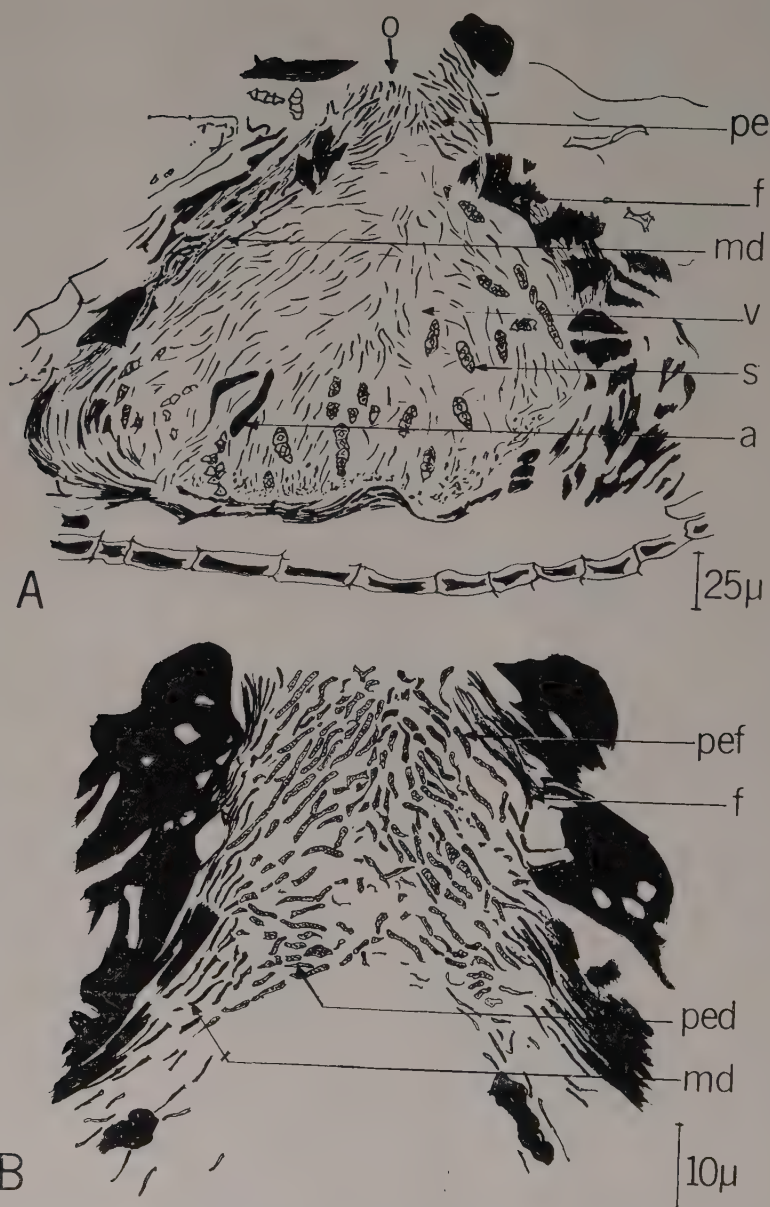


FIGURE 42. — Développement des périthèces du *Pyrenula nitida*, variété *nitidella*.
 A : périthèce adulte entier et B : détail du col.
 a : asque ; f : enveloppe primaire ; md : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; pe : périphyse (ped : dépendant de la formation intermédiaire et pef : de la formation externe de l'appareil ostiolaire) ; s : ascospore ; v : cavité périthéciale.

celles du sommet dérivent du *faisceau épical*, comme on l'a vu au stade VI ; celles de la base prolongent les hyphes du *manchon secondaire*. De la sorte, l'appareil ostiolaire du *P. nitida* se compose des formations dites *externe* et *intermédiaire* de l'appareil ostiolaire complexe des Pyrénomycètes.

La *paroi périthéciale* définitive est entièrement revêtue par les couches superficielles du thalle (*th*), intercalées entre les assises du liège. Son épaisseur augmente progressivement en direction basipète, des portions du thalle et des assises du liège s'ajoutant encore à l'enveloppe initiale.

Dans tout l'intérieur du périthèce, les *asques* (*a*) deviennent très abondants, et on en trouve à tous les stades de leur développement. A maturité, ils renferment huit *ascospores* (*s*) brunes phragmiées. Les *paraphyses* sont très nombreuses et ramifiées : les extrémités des plus longues d'entre elles s'engagent dans le col, entre les périphyses. L'existence d'une croissance intercalaire est probable car de très courtes paraphyses sont intercalées entre les plus longues.

Dans la variété *nitidella* (Fig. 42, A et B), le périthèce mûr est plus petit (Fig. A : diam. de base : 300 μ , hauteur : 200 μ), mais il a la même organisation que dans la forme typique : *cavité périthéciale* (*v*) remplie de *paraphyses* et d'*asques* (*a*), entourée par une *paroi* qui représente l'*enveloppe primaire* (*f*) de l'ébauche, épaissie sur sa face externe par l'adjonction d'éléments *thallins* et doublée intérieurement par une *enveloppe secondaire* réduite à un *manchon tronconique* (*md*). La composition de l'*appareil ostiolaire* apparaît nettement ; il comprend (Fig. B) :

- au sommet, la formation dite « *externe* » garnie de périphyses (*pef*), en relation avec l'enveloppe primaire (*f*),
- au-dessous, la formation dite « *intermédiaire* » garnie de périphyses (*ped*), en relation avec le manchon secondaire (*md*).

2. LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DU *P. nitida* (Fig. 43).

1) Les *asques* (*a*) se forment à l'extrémité d'*hyphes ascogènes* (*ha*) ramifiées, composées de *dangeardies à anse latérale* (*al*) (Fig. A). Ils naissent chacun de la dangeardie terminale d'une telle hyphe (= dangeardie ascogène), selon la règle. Ils sont cylindriques, longs et étroits et progressivement rétrécis dans leur partie inférieure (Fig. C) ; leur base, formée par les restes de la cellule pro-ascale de la dangeardie ascogène, est de ce fait bifide.

Avant la formation des ascospores, l'asque atteint environ 110 μ de long et 7 μ de diamètre ; sa paroi est relativement mince et régulière sur toute sa hauteur comme dans le jeune asque figuré en B. Ensuite elle s'épaissit, se délamine en *deux couches*, et un *appareil apical* se différencie au sommet.

Les deux couches de la paroi sont (Fig. D à H) :

- l'*exoascus* (*ex*), externe, peu épais et fortement réfringent ;
- l'*endoascus* (*en*), interne. Très mince ou indistinct dans la moitié inférieure de l'asque, il est de plus en plus épais vers le haut, où il forme un *dôme apical* (*da*). Il est coloré en bleu-clair par le vert

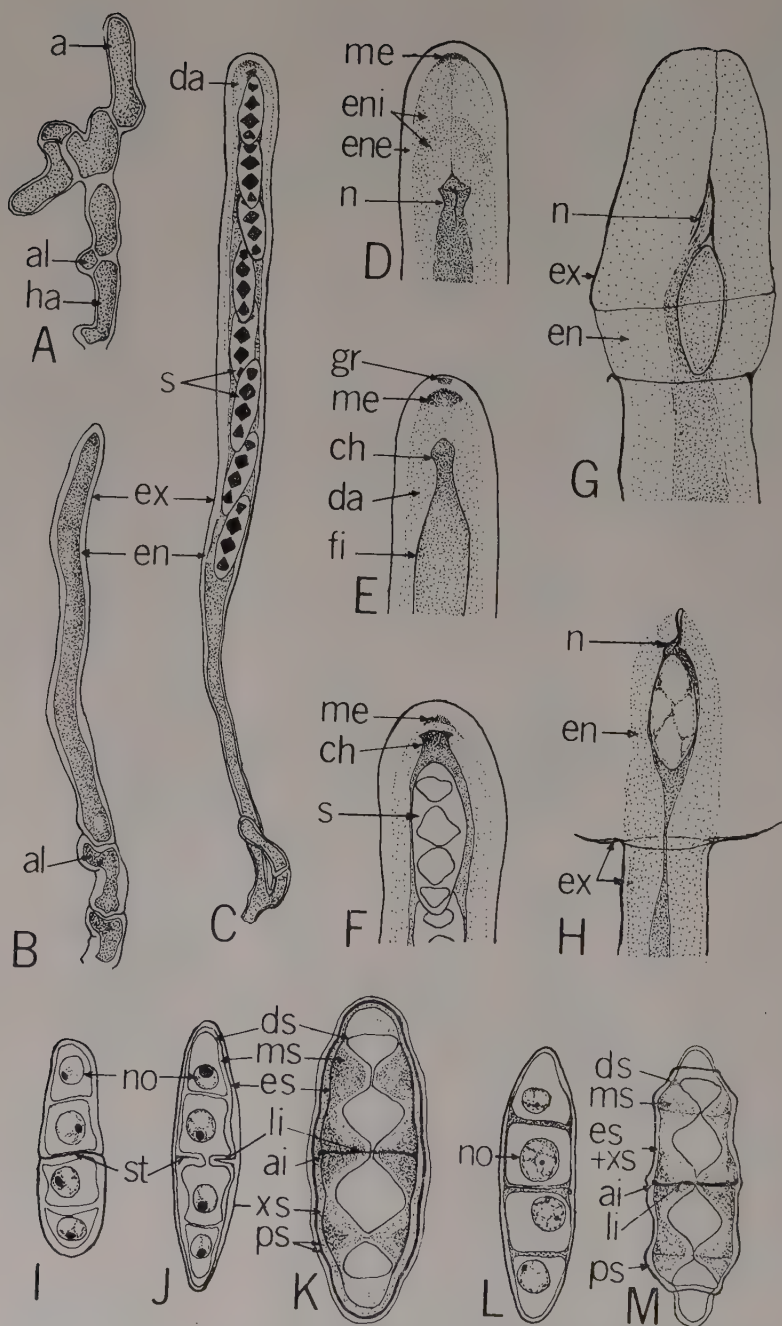


Fig. 43. — *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach.

Visba et le bleu coton. Ces réactifs font apparaître qu'il est subdivisé en deux strates, l'une externe (*ene*), l'autre interne (*eni*), celle-ci plus épaisse et plus colorable. Au sommet, la strate interne est coiffée d'un *ménisque* (*me*) plus colorable encore, souvent relié au sommet du contenu ascal par un entonnoir et un tractus. La strate externe possède de même un ménisque sommital, mais réduit à un grain aplati (*gr*), qui fait même souvent défaut.

En dedans de l'endoascus, l'épiplasma est revêtu d'un très mince *film* (*fi*), parfois bien coloré par le bleu coton. Il correspond à ce que CHADEFAUD (1969) désigne comme étant la *locula* du contenu ascal, et doit être en relation avec le plasmalemma de l'épiplasma.

Le *dôme apical* (*da*) est creusé d'une *chambre oculaire* (*ch*) longuement évasée vers le haut, rétrécie plus bas, et à sommet aplati ou faiblement convexe, dans laquelle se différencie une *nasse apicale* (*n*), formée principalement de trois ou quatre baguettes verticales, colorées par le bleu coton et donc peut-être callosiques.

Lors de la formation des ascospores (*s*), l'asque s'allonge un peu (135 μ) et s'élargit plus nettement (diamètre final : 12 μ). Sans doute sous l'effet du développement des spores, sa partie sommitale se modifie (Fig. F) : le rétrécissement de la base du dôme apical s'estompe, la chambre oculaire se raccourcit et n'est plus à la fin qu'une cavité cylindrique courte (seulement 1 μ environ) et large (2,5 μ).

La *déhiscence* se produit par le mécanisme de « Jack-in-box » (Fig. G et H) : rupture de l'exoascus (*ex*) à quelque distance du sommet (15 à 30 μ), surrection de l'endoascus (*en*) et du contenu de l'asque, et extension des filaments de la nasse apicale (*n*).

2) Les *ascospores* du *P. nitida*, au nombre de huit, sont en général régulièrement alignées en une file unique, de la base au sommet de l'asque (Fig. C). Elles sont allongées (20-25 $\times$ 8-10 μ) (Fig. K et M) ; d'abord unicellulaires, elles se cloisonnent en deux, puis quatre cellules superposées, séparées par des septums épais et biconcaves, percés chacun d'un pore central long et étroit, logeant un plasmodisme. Chaque cellule est uninucléée.

FIGURE 43. — Les asques et les ascospores du *Pyrenula nitida*.

A : hyphes ascogènes (X 1100).

B à H : asques. B : asque jeune (X 1100) et C : adulte (X 650) ; D à F : sommets d'asques (X 1750) ; G (X 1750) et H (X 1100) : sommets d'asques déhiscents.

I à K : ascospores de la forme typique ; L et M : ascospores de la variété *nitidella* (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. A à G) ; vert Visba (fig. H et K) ; hématoxyline (fig. I, J, L et M).

a : asque ; *ai* : anneau équatorial ; *al* : anse latérale ; *ch* : chambre oculaire ; *da* : dôme apical ; *ds* : endospore ; *en* : endoascus (*ene* : strate externe et *eni* : strate interne) ; *es* : épispore ; *ex* : exoascus ; *fi* : film interne de la paroi ; *gr* : grain plus colorable de la strate externe de l'endoascus ; *ha* : hyphe ascogène ; *li* : lame interloculaire ; *me* : ménisque ; *ms* : mésospore ; *n* : nasse apicale ; *no* : noyau ; *ps* : périspore ; *s* : ascospore ; *st* : septum intercellulaire ; *xs* : exospore.

Dans la spore jeune (Fig. I et L), les cellules sont cylindriques ; les septums (*st*) qui les séparent sont minces. C'est seulement ensuite qu'ils s'épaississent et deviennent biconcaves (Fig. K et M), et que, corrélativement, les cellules changent de forme. Les deux cellules médianes deviennent alors biconcaves, avec une section verticale losangique. Les deux cellules terminales, qui sont plus étroites, prennent la forme d'un triangle isocèle, à base située vers les bouts de la spore. En même temps, dans la paroi sporale se différencient plusieurs couches, qui représentent, de l'intérieur vers l'extérieur, une formation *endosporale*, une formation *épisporale* et une formation *périsporale*.

La formation *endosporale* comprend l'*endospore* (*ds*) et la *mésospore* (*ms*). L'endospore enveloppe séparément le cytoplasme de chaque cellule, mais dans les pores septaux elle se continue d'une cellule à l'autre. La *mésospore* est grisâtre, puis brunâtre ; elle forme de chaque côté des septums intercellulaires une cupule, dont le fond est perforé au niveau du pore septal et dont les bords enveloppent une moitié de la cellule contiguë. Sur l'apex des cellules terminales, elle est représentée par une sorte de dôme proéminent.

La formation *épisporale* comprend du côté interne l'*épispore* (*es*) et du côté externe l'*exospore* (*xs*). L'épispore, fortement colorée en noir par l'hématoxyline dans la spore jeune, se charge ensuite d'un pigment brun ; elle n'existe pas autour du cône mésosporal des extrémités de la spore. L'exospore, non colorée par l'hématoxyline et teinte en violet par le vert Visba (Fig. K), revêt complètement la spore ; à la fin elle brunit, sauf aux extrémités, et n'est plus distincte de l'épispore dans la région médiane où cette dernière existe.

L'épispore et l'exospore participent toutes deux à la formation des septums (*st*). Au niveau du septum médian, l'épispore (ou une doublure interne de la formation épispore ?) forme vers l'intérieur une invagination, que remplit un prolongement de l'exospore, en forme de lame. Un *anneau équatorial* (*ai*) se différencie à l'extérieur de la formation épispore. Les autres septums intercellulaires sont moins complexes, plus minces et dépourvus d'anneau.

La formation *périsporale* (*ps*) enrobe d'abord toute la spore. Elle comporte un film interne, que le vert Visba colore si fortement qu'il paraît noir, et une couche externe claire. A la fin elle s'amincit autour des deux extrémités de la spore et forme autour du reste une sorte de manchon limité par un bourrelet à chaque bout (Fig. M). Elle ne se gonfle pas par hydratation. Les asques et les ascospores du *P. nitida* var. *nitidella* ont la même constitution que ceux de la forme typique (Fig. L et M).

Parmi les Champignons non lichénisants, les *Aglaospora* (Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*) ont des ascospores septées brunes, à quatre cellules superposées, qui ressemblent à celles du *Pyrenula nitida*. Elles ont été étudiées récemment avec une grande précision par CHADEFAUD (1969), qui a analysé en détail le mode de formation des septums et la composition de la paroi. Les ascospores

des *Aglaospora* diffèrent de celles du *P. nitida* sur les points suivants :

— en coupe longitudinale médiane, leurs cellules sont arrondies en section ;

— les plasmodesmes qui les relient sont très courts ;

— leur mésospore forme des cupules moins épaisses de chaque côté des septums et un dôme très atténué aux extrémités de la spore ;

— dans les septums, la doublure interne de la formation épispore, incurvée vers l'intérieur, est peu étendue et n'atteint pas le centre du septum ;

— un mur annulaire relie, autour de l'anneau équatorial, les deux moitiés de la formation épispore. Un tel mur annulaire n'a pas été distingué chez le *P. nitida*, mais il est peut-être fusionné avec l'anneau équatorial, comme il l'est parfois chez les *Aglaospora* ;

— la périspore, d'épaisseur régulière tout autour de la spore, se gonfle par hydratation et elle est subdivisée en deux moitiés, que sépare une membrane ectosporale ;

— il existe une ectospore, qui entoure la périspore et à laquelle est fixé l'anneau équatorial ou le mur qui entoure celui-ci.

Ajoutons que les *Aglaospora* ont des asques bituniqués mais dépourvus de nasse apicale, ce qui les distingue de ceux du *P. nitida*.

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *P. nitida* ET COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *P. nitida*.

Nos observations sur l'ontogénie du périthèce du *P. nitida* montrent que :

— Il se développe probablement à partir d'un *primordium semi-ascostromatique*, prosenchymateux, qui donne une *ébauche* périthéciale composée d'un *carpocentre* et d'une *enveloppe primaire* ;

— Dans le carpocentre se développe un *appareil ascogonial*. Au stade IV, le carpocentre devient *piriforme*, puis sa base se transforme en un *appareil sous-hyménial paraphysogène* et sa partie supérieure en un *appareil paraphysoïde*. Son sommet ne forme pas un appareil sus-hyménial distinct. Le contenu de la cavité périthéciale, dérivé du carpocentre, comprend des *asques* du type *bituniqué-nassascé* et des *paraphyses vraies* ;

— L'enveloppe primaire de la jeune ébauche ne comporte encore que ses parties *pleurale* et *tectale*. Cette dernière produit ensuite un *faisceau épical*, qui plus tard forme le *sommet de l'appareil ostiolaire*. La partie *basale* (= *plancher*) se différencie au stade IV. L'enveloppe primaire s'épaissit en partie par l'adjonction d'*éléments thallins*, mais ceux-ci ne forment pas une enveloppe thalline véritable et distincte ;

— Sur le bord du plancher de l'enveloppe primaire se forme une sorte de *péribase*, qui accroît l'appareil sous-hyménial paraphysogène et produit vers le haut une *enveloppe secondaire*, en forme de *manchon* tronconique. Le sommet de ce manchon produit la *partie inférieure de l'appareil ostiolaire* ; le reste, qui double intérieurement

l'enveloppe primaire sur les flancs de la cavité périthéciale, constitue la *partie interne de la paroi périthéciale*.

B — COMPARAISONS.

Trois formations seront examinées successivement : le carpocentre, la paroi périthéciale et l'appareil ostiolaire.

1) *Le carpocentre*.

a) D'après nos observations, il occupe la *partie centrale* de la jeune ébauche et dérive vraisemblablement de la partie centrale du plexus primordial. De ce fait, il diffère de celui des Pyrénolichens précédemment étudiés, notamment les *Verrucaria* (*V. controversa*, *V. confluens* et *V. cazzae*) et le *Dermatocarpon miniatum*, dont le primordium, qui est de type semi-ascostromatique comme chez le *Pyrenula*, donne en totalité le carpocentre ; il rappelle par contre celui des Lécanorales, tel que le décrit LETROUIT-GALINOU (1966).

b) Au stade IV, le carpocentre du *P. nitida* devient *conique*, avec un sommet en forme de pointe. Cette pointe apicale se retrouve chez le *Verrucaria cazzae*, le *V. confluens* et le *Dermatocarpon miniatum* ; sa présence paraît donc assez générale chez les Pyrénolichens. Au contraire, elle fait défaut chez les Lécanorales.

c) Au stade V, le carpocentre du *P. nitida* se subdivise en *deux* parties qui sont, de bas en haut, l'*appareil sous-hyménial paraphysogène* et l'*appareil paraphysoïde*, qui disparaît ensuite. Il n'y a pas d'appareil sus-hyménial analogue à celui que l'on trouve chez les *Verrucaria* ci-dessus cités, lequel se garnit de pseudo-paraphyses et produit l'appareil ostiolaire.

L'absence d'un appareil sus-hyménial distingue donc le *P. nitida* des *Verrucaria*. Il l'éloigne également des Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*, et aussi des Pyrénomycètes ascohyméniaux, chez lesquels, selon PARGUEY-LEDUC (1967) et comme on l'a vu plus haut, le carpocentre se subdivise, du moins en principe, en un plectenchyme nourricier central et une garniture périloculaire, celle-ci formée d'une cloche ou d'un cône sus-hyménial et d'un ménisque sous-hyménial. Ces trois parties se retrouvent chez le *Verrucaria confluens*, où toutefois la formation centrale est un appareil paraphysoïde. Cette formation n'existe pas chez les deux autres *Verrucaria*, dont le carpocentre donne seulement une garniture périloculaire. Chez le *Dermatocarpon miniatum*, l'appareil sous-hyménial est seul présent.

La subdivision en deux parties, l'une paraphysogène et l'autre paraphysoïde, sans complexe sus-hyménial, du carpocentre du *P. nitida* rappelle par contre les Lécanorales (LETROUIT-GALINOU, 1966) et la majorité des Discomycètes inoperculés discostromiens étudiés par BELLEMÈRE (1967) (1) : chez ces Champignons, le carpocentre donne en effet un *complexe* ou *réseau paraphysogène* et un *complexe* ou *réseau*

(1) Les autres Discomycètes inoperculés discostromiens, très peu nombreux (ex. : le *Phacidiostroma multivalve*), ont en plus une lame sus-hyméniale plectenchymateuse.

paraphysoïde. Sauf quelques rares cas (le *Schizoxylon berkelyanum* et le *Cenangium ferruginosum*, parmi les espèces non lichénisantes, les *Opegrapha* parmi les espèces lichénisantes) où il reste à l'état de plexus, le complexe ou le réseau paraphysoïde disparaît, comme il le fait chez le *P. nitida*. De la sorte ce Lichen a, du point de vue de son carpocentre, des ressemblances plus étroites avec les Discomycètes inoperculés et les Lécanorales qu'avec les Pyrénomycètes non lichénisants.

d) L'existence d'une *zone de croissance marginale* autour de la base du carpocentre rapproche aussi le *P. nitida* des Discomycètes, lichénisants ou non, dont on vient de parler et chez lesquels une telle zone peut aussi exister. Ainsi, chez les Lécanorales, la *péribase* qui, selon LETROUT-GALINOU (1966), ceinture le plexus primordial, assure la croissance en diamètre des différentes parties de l'ébauche et produit un *appareil parathécial*, qui s'incorpore à l'excipulum ; cet appareil sera comparé, dans un paragraphe ultérieur, au *manchon secondaire* du *P. nitida*.

2) La paroi périthéciale.

a) Au cours des premiers stades de son développement, l'ébauche périthéciale du *P. nitida* est pourvue d'une enveloppe qui, probablement dérivée de la périphérie d'un plexus primordial, est une enveloppe *primaire*. Elle est l'homologue, par son origine, de l'*enveloppe péricentrale* des Lécanorales.

b) L'enveloppe primaire du *P. nitida* ne comporte d'abord que ses parties *tectale* et *pleurale*. A partir du stade III, la partie tectale se présente sous la forme d'un faisceau cylindrique de filaments dressés, le *faisceau épical*, qui plus tard constitue une partie de l'appareil ostiolaire. Un *plancher* complète l'enveloppe primaire au stade IV.

c) A partir du stade V, la paroi *s'épaissit* sur ses flancs en incorporant sur sa face externe des éléments *thallins*, mais ceux-ci ne forment pas une enveloppe indépendante bien distincte, comme c'est le cas, par exemple, chez le *Verrucaria confluens*. On doit peut-être interpréter la partie externe, d'origine thalline, de la paroi périthéciale du *P. nitida* comme une ébauche rudimentaire de l'enveloppe thalline typique de divers Pyrénolichens. Mais on peut aussi penser que l'extension progressive de la paroi périthéciale aux dépens du thalle témoigne de l'origine thalline de toute la partie externe de la paroi périthéciale du *P. nitida*. Rappelons ici que nous avons remarqué un phénomène du même ordre, mais plus net et plus ample, chez le *Dermatocarpon miniatum*, où les différentes parties de l'ébauche se différencient *progressivement* à partir d'éléments provenant du thalle et non à partir d'un primordium d'emblée bien délimité.

d) La paroi périthéciale définitive du *P. nitida* comporte une couche *interne*, dérivée du *manchon* tronconique produit par la zone de croissance annulaire. Son sommet forme la partie inférieure de l'appareil ostiolaire.

Ce manchon nous paraît être une formation *secondaire*. On peut le comparer, notamment, à la partie supérieure de l'enveloppe secon-

daire du *Dermatocarpon miniatum*. Comme elle, en effet, il se différencie autour du carpocentre, se développe vers le haut et participe à la constitution de l'appareil ostiolaire. Ainsi qu'on l'a vu dans le chapitre relatif à ce *Dermatocarpon*, ces formations secondaires peuvent être comparées, par leur situation, leur destinée et, dans une certaine mesure, leur structure, d'une part à l'ensemble des appareils parathécioïde et parathécial des Discomycètes, et d'autre part à l'enveloppe ascothéciale des Ascohyméniaux. Plus précisément, le manchon du *P. nitida* rappelle l'appareil parathécial des Lécánorales, parce qu'il naît sur la marge de l'ébauche, mais il a une structure beaucoup plus simple ; il est dépourvu à la fois d'un revêtement interne et d'un revêtement externe et son sommet ne s'épanouit que très faiblement en couronne.

3) L'appareil ostiolaire.

L'appareil ostiolaire du *P. nitida* comporte deux parties superposées :

— une partie supérieure, en relation avec l'enveloppe primaire. Elle équivaut à la formation « externe » de l'appareil ostiolaire théorique des Pyrénomycètes ;

— une partie inférieure, en relation avec le manchon secondaire. Elle représente la formation « intermédiaire » de cet appareil théorique.

L'absence de la formation « interne », qu'on a trouvée chez les *Verrucaria*, résulte de la suppression de la partie supérieure du carpocentre, dont cette formation, quand elle existe, dérive.

EN CONCLUSION, le *Pyrenula nitida* est un Pyrénomycète typique par la morphologie de ses ascocarpes, qui sont des *périthèces* pourvus d'une cavité communiquant avec l'extérieur par un ostiole étroit occupant le sommet d'un appareil ostiolaire différencié. L'organisation de la cavité périthéciale (qui contient des *paraphyses vraies* et pas de *pseudo-paraphyses*) et la composition de l'appareil ostiolaire (comprenant les formations *externe* et *intermédiaire* de l'appareil théorique, mais non la formation interne) l'éloignent des Pyrénomycètes ascoloculaires. Ces caractéristiques le rapprochent par contre, dans une certaine mesure, des Pyrénomycètes ascohyméniaux.

Mais d'un autre côté, l'organisation de l'ébauche périthéciale (divisée en un *carpocentre* et une *enveloppe primaire*), l'existence d'une *zone de croissance annulaire* sur la marge du carpocentre et d'un *manchon secondaire* produit par celle-ci, font penser aux Discolichens de l'ordre des Lécánorales, chez lesquels ces caractéristiques se retrouvent, à peu près semblables.

Les données fournies par l'étude des asques ne sont pas en accord complet avec celles tirées de l'étude ontogénique. En effet, le type *bitunique-nassascé* (auquel appartiennent les asques du *P. nitida*) est, en principe, celui des Ascoloculaires ; il n'existe pas chez les Ascohyméniaux ; toutefois il est connu chez diverses Lécánorales, par exemple les *Caloplaca*, ce qui peut confirmer qu'il existe des affinités relativement profondes entre le *P. nitida* et ces Discolichens. Nous

pourrions donc être en présence d'un Pyrénomycète apparenté aux Discomycètes encore relativement primitifs, du type Discostromien-Lenticulaire, qui semblent avoir été (selon CHADEFAUD, LETROUT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967) les ancêtres d'au moins une partie des Discolichens.

III. — ETUDE D'UN *PORINA*.

Les *Porina* sont des Pyrénolichens crustacés. Les échantillons que nous avons étudiés provenaient de la région de la Maboké (République Centrafricaine) ; l'espèce n'a pu être exactement déterminée. Il s'agit d'un Lichen corticole à thalle verdâtre épiphléode. Les périthèces, presque entièrement recouverts par une pellicule thalline, ont une teinte jaune-orangée ; leur disposition par rapport au thalle permet de placer l'espèce étudiée dans la section *Segestria sensu* von KEISSLER (1938). Ces périthèces sont volumineux (diamètre : 0,7 à 1 mm), faiblement saillants sur le thalle et pourvus d'un ostiole punctiforme.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DU *Porina*.

Au cours de ce développement, nous avons reconnu sept stades successifs : celui du *primordium périthécial*, puis ceux de l'*ébauche périthéciale*, aboutissant au *périthèce adulte*.

STADE I : Le *primordium* du *périthèce* (Fig. 44, A).

Le plus jeune stade observé a été celui d'un *primordium* déjà à demi converti en une ébauche formée de parties différenciées. Ce *primordium* avait la forme d'une lentille biconvexe (diam. : 65 à 120 μ , épaisseur : 30 μ). Il était situé au-dessous de la zone gonidiale du thalle (*th*), qu'il soulevait légèrement. Il était formé par un *plexus* de filaments, le *plexus primordial*, composé de cellules allongées, à contenu moyennement sidérophile et à parois très minces, souvent même inapparentes. Dans un tel *primordium* on distingue déjà deux parties de texture différente :

- une partie *centrale* ovoïde (*prc*) (dont la moitié la plus renflée est la plus profonde), composée de filaments assez peu distincts, enchevêtrés, formés de cellules relativement courtes ;

- une partie *périphérique* (*prf*), composée de filaments au contraire nets et orientés. Les plus internes sont appliqués, en position méridienne, contre la base renflée et les flancs du noyau central. Ceux qui leur font suite vers l'extérieur sont obliques, et de plus en plus proches de l'horizontale en allant vers les bords. Dans la moitié inférieure de l'ébauche, ils divergent à partir de la base du *primordium* et s'élèvent obliquement vers son équateur ; dans la moitié supérieure, au contraire, partant de l'équateur ils convergent vers le sommet de l'ébauche. Ces filaments méridiens se terminent au-dessus de la partie apicale rétrécie du noyau central, où ils restent distincts. Certains s'immiscent parmi les éléments thallins de la zone gonidiale, qui tend à se désorganiser à ce niveau.

Bien que les deux parties de l'ébauche aient une texture différente, elles semblent *de même nature*, car dans toutes les deux la colorabili-

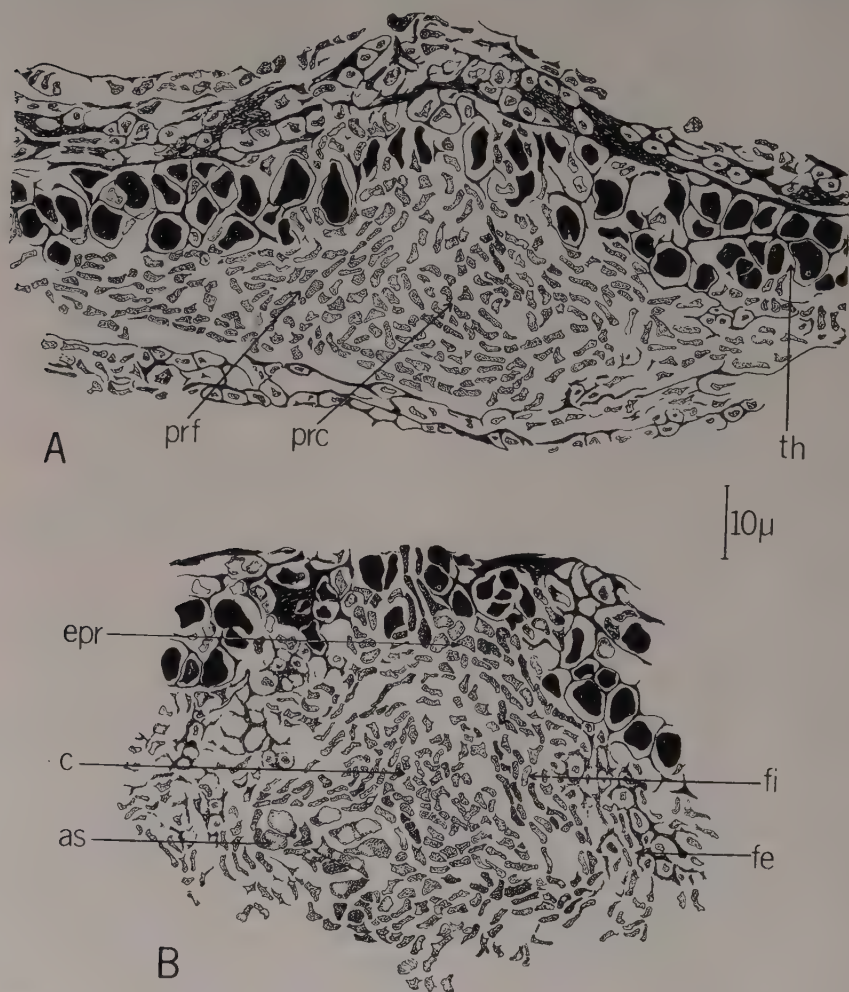


FIGURE 44. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A : stade I, le primordium du périthèce.

B : stade II, l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; c : carpocentre ; epr : îlot d'hyphes thallines s'ajoutant au primordium ; fe : partie externe paraplectenchymateuse et fi : partie interne filamenteuse de l'enveloppe primaire ; prc : partie centrale et prf : partie périphérique du primordium ; th : élément du thalle.

té des contenus cellulaires et les parois des cellules sont identiques. Leur ensemble représente, selon nous, un *primordium* plexiforme, de type *semi-ascostromatique*, mais dans lequel sont déjà nettement

indiquées deux parties qui deviendront, au stade suivant, un *carpocentre* ovoïde plexiforme et une *enveloppe primaire* filamenteuse.

STADE II : *L'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre et de l'enveloppe primaire* (Fig. 44, B).

Le passage au stade II s'accompagne d'un changement de la forme de l'ébauche, qui devient beaucoup plus fortement convexe dans sa partie supérieure (diam. : 90 μ , épaisseur : 55 μ , pour l'ébauche dessinée). On y retrouve, mieux différenciées, les deux parties distinguées au stade I.

La masse centrale, ovoïde et plexiforme (*c*) renferme quelques cellules volumineuses, à cytoplasme sidérophile, pourvu de larges vacuoles, qui doivent être des *cellules ascogoniales* (*as*). Cette masse constitue un *carpocentre* différencié.

Dans l'*enveloppe primaire*, se sont différenciées deux parties de texture différente :

— une partie *externe* (*fe*), qui devient *paraplectenchymateuse*, en commençant par les bords amincis de l'ébauche ;

— une partie *interne* (*fi*), qui revêt le carpocentre et conserve une texture *filamenteuse*. On y retrouve les filaments méridiens décrits au stade I, toujours présents le long de la base renflée et des flancs du carpocentre. Mais leurs sommets divergent et forment une couronne autour de la partie apicale rétrécie de celui-ci. Leurs extrémités sont distinctes ; quelques-uns se prolongent vers le haut, entre les éléments du thalle, jusqu'à sa surface.

Dans la portion du thalle qui surmontait l'ébauche au premier stade, on reconnaît quelques cellules gonidiales, à parois disloquées ; les hyphes thallines sont déformées et amincies ; elles *s'ajoutent* à l'ébauche elle-même, sur laquelle elles forment un îlot (*epr*) de même texture que le plexus primordial.

STADE III : *Formation du faisceau tectal de l'enveloppe primaire* (Fig. 45).

A ce stade, l'ébauche s'est encore accrue en hauteur. Elle forme maintenant une légère saillie à la surface du thalle, où affleure sa partie tout à fait apicale, fortement modifiée et accrue par rapport au stade précédent (pour l'ébauche de la figure A, la hauteur est de 75 μ).

Cette partie apicale est maintenant approximativement cylindrique. On y observe un *faisceau axial* (*efi*) de filaments sub-verticaux, à cellules longues et étroites, entouré d'une *gaine* (*efe*) de filaments de même orientation, mais formés au contraire de cellules courtes. Les premiers sont portés, et sans doute produits, par les filaments de l'*enveloppe primaire interne* (*fi*). Les seconds dérivent de l'îlot formé sur le sommet de l'ébauche, au stade II, à partir d'hyphes du thalle ; ils se placent dans le prolongement de la *partie externe paraplectenchymateuse de l'enveloppe primaire* (*fe*). Les uns et les autres se rattachent donc à l'enveloppe primaire, dont ils représentent la partie *tectale*. Ils forment un *faisceau tectal*, analogue au *faisceau épical* du *Pyrenula nitida*, et disposé comme le col d'un périthèce.

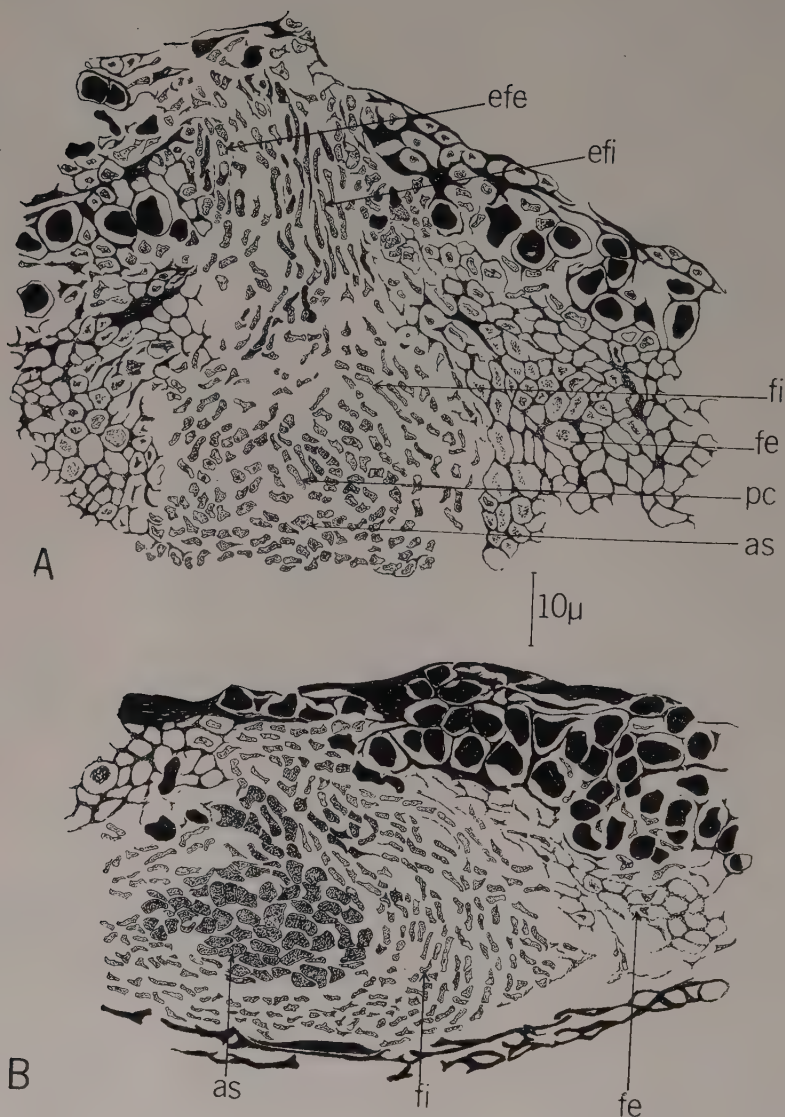


FIGURE 45. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A et B : stade III, formation du faisceau tectal de l'enveloppe primaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; efi : faisceau axial et efe : sa gaine ; fe : partie externe et fi : partie interne de l'enveloppe primaire ; pc : plexus carpocentral.

Le reste de l'enveloppe primaire est inchangé.

Le *carpocentre* présente, à ce stade, un aspect variable selon les coupes. Parfois (Fig. A) le *plexus* (*pc*) qui le compose est très développé et les *cellules ascogoniales* (*as*) y sont rares, peu volumineuses et faiblement sidérophiles. D'autres fois, au contraire (Fig. B), il est presque entièrement formé de grosses cellules fortement sidérophiles, probablement ascogoniales (dans l'ébauche représentée par cette figure, le faisceau tectal avait une disposition oblique, de sorte qu'il n'était nettement visible que sur des coupes tangentiellles de celle-ci).

STADE IV : *Accroissement du carpocentre, avec formation d'une pointe apicale* (Fig. 46).

L'ébauche, toujours approximativement piriforme, s'est fortement étendue radialement dans toutes ses parties (Fig. A : diamètres à la base : 130 μ , au sommet : 40 μ , hauteur : 90 μ). Cela est dû essentiellement à un *accroissement du carpocentre*.

Celui-ci devient *piriforme*, son sommet se prolongeant vers le haut par une *pointe apicale* (*ic*), à structure filamenteuse, qui se loge dans l'axe du faisceau tectal (*efe* + *efi*).

Le *plexus carpocentral* (*pc*) est formé de filaments plus distincts que précédemment. Dans sa partie basale renflée on observe de courts filaments, composés de grosses cellules sidérophiles, qui sont sans doute les cellules fertiles de l'*appareil ascogonial* (*as*). Ces cellules sont localisées surtout dans la base du carpocentre ; les filaments du plexus carpocentral, par contre, sont surtout nets dans sa partie supérieure et ils se prolongent dans la pointe apicale.

L'*enveloppe primaire* (*fi* + *fe*) ne subit pas d'extension notable, car sa croissance s'harmonise avec celle du carpocentre. Sur les flancs de celui-ci, ses cellules sont étirées, leurs parois sont plus apparentes que précédemment. Autour de sa base, elles tendent à former un *paraplectenchyme* (Fig. B).

A la fin du stade IV (Fig. B), la pointe apicale du carpocentre (*ic*), ayant continué sa progression vers le haut, atteint la surface du thalle. Elle est engainée par le faisceau tectal (*ef*), dont les filaments internes ne sont plus guère distincts des filaments externes ; une partie d'entre eux, étirés et décolorés, semblent dégénérer. La pointe apicale du carpocentre rappelle la partie interne, également carpocentrale, d'un col de périthèce, dont la partie externe serait formée par le faisceau tectal.

Dans l'ébauche représentée par la figure B, le carpocentre comporte deux parties de structure différente : une partie inférieure, formée par un plexus (*pc*) mal organisé, contenant des filaments qui sont déjà *sporophytiques* (*sp*), et une partie supérieure entièrement filamenteuse, qui rappelle un *appareil paraphysôïde* (*gc*). Mais la différenciation de ces deux parties ne semble pas toujours aussi précoce ni aussi complète, comme nous le verrons plus loin.

L'enveloppe primaire interne (*fi*) est presque entièrement *paraplectenchymateuse*, autour de la base du carpocentre comme sur ses flancs, où sont toutefois conservés les filaments les plus internes.

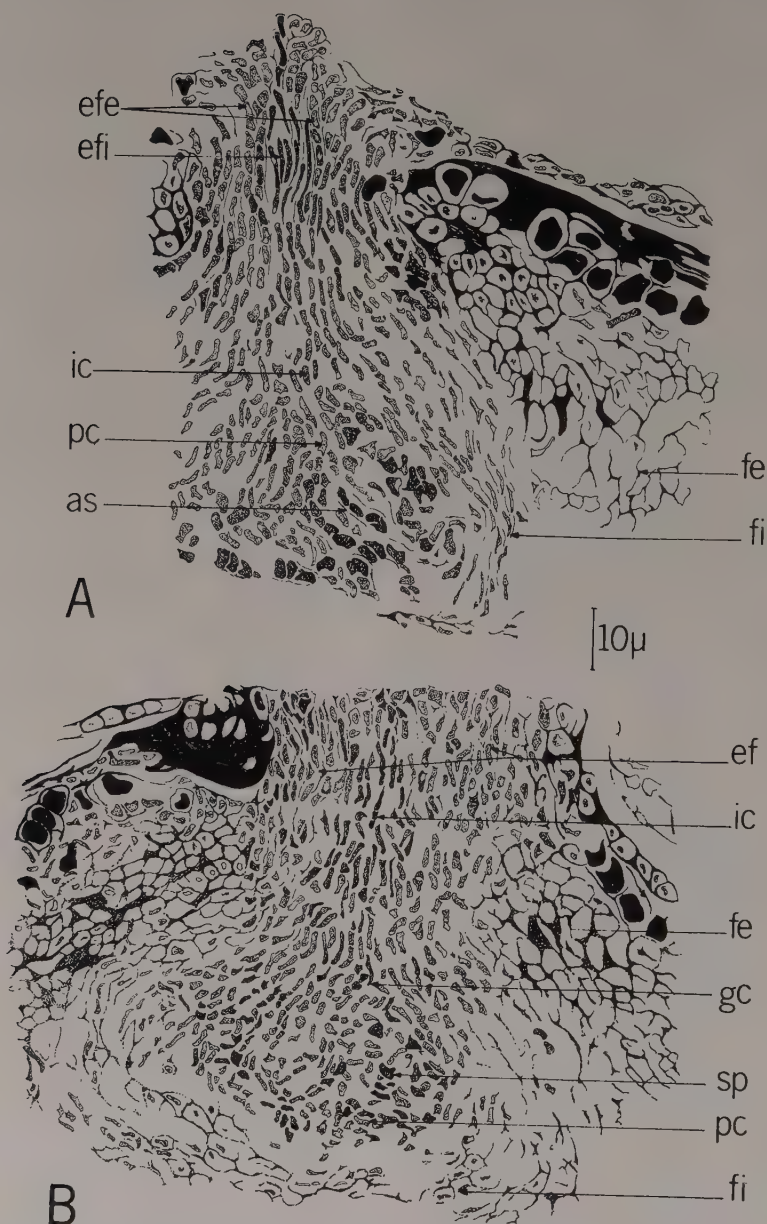


FIGURE 46. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A et B : stade IV, accroissement du carpocentre, avec formation d'une pointe apicale.

as : élément de l'appareil ascogonial ; ef : ensemble du faisceau tectal (efe : sa partie externe et efi : sa partie interne) ; fe : partie externe et fi : partie interne de l'enveloppe primaire ; ic : pointe apicale du carpocentre ; gc : appareil paraphysoïde ; pc : plexus carpocentral ; sp : élément de l'appareil sporophytique.

STADE V : *Formation d'une enveloppe secondaire* (Fig. 47).

Le stade V est marqué par la formation d'une enveloppe *secondaire autour du carpocentre*, à l'intérieur de l'enveloppe primaire (*fi + fe*) dérivée du plexus primordial. Il s'agit d'un *manchon* (*md*) de filaments parallèles. On les voit d'abord sur les flancs du carpocentre (Fig. A), puis d'une part autour de sa partie apicale, d'autre part autour de sa base (*bd*) (Fig. B). Ces filaments auraient donc une croissance à la fois *acropète* et *basipète*. Ces faits rappellent ce que nous avons observé chez le *Dermatocarpon miniatum* ; nous reviendrons ultérieurement sur cette comparaison.

L'*origine* de l'enveloppe secondaire est difficile à déterminer. D'après nos observations il y aurait à ce stade, sur les flancs du carpocentre, une bande annulaire de cellules méristématiques. Mais nous ne pouvons dire avec certitude si cet anneau dérive de la partie la plus interne de l'enveloppe primaire ou de la périphérie du carpocentre.

Les deux parties du carpocentre se différencient, la partie supérieure (*gc*) prenant une structure *paraphysoïde* et la partie inférieure (*bc*) étant destinée à devenir *paraphysogène*, comme on le verra plus loin. Mais ici doivent être faites trois remarques :

1. comme on l'a déjà vu, cette différenciation débute parfois dès le stade précédent ;

2. d'autres fois, au contraire, elle est tardive. Ainsi dans l'ébauche représentée par la figure B, bien que l'enveloppe secondaire soit formée, les deux parties du carpocentre ne sont pas encore bien différenciées ; les cellules fertiles (*sp*) sont encore disséminées dans tout le carpocentre, où certaines semblent d'ailleurs en voie de dégénérescence, et l'appareil paraphysoïde (*gc*) est encore réduit. Il doit donc y avoir des variations dans les vitesses d'évolution relatives du carpocentre et de l'enveloppe secondaire. Cela pourrait indiquer que cette enveloppe est indépendante du carpocentre, et qu'elle dérive non pas de celui-ci, mais plutôt de l'enveloppe primaire ;

3. il semble y avoir en outre des variantes dans la structure du carpocentre lui-même, l'appareil paraphysoïde étant plus ou moins développé. Ces variantes ont déjà été notées au stade IV.

STADE VI : *Formation des paraphyses et de la cavité périthéciale* (Fig. 48).

A ce stade, la partie supérieure du carpocentre est remplacée par un ensemble de filaments grêles, à extrémités libres vers le haut, qui sont des *paraphyses vraies* (*p*). Elles sont engendrées et portées par des cellules paraphysogènes situées dans la partie inférieure du plexus carpocentral, qui devient donc elle-même un *appareil sous-hyménial paraphysogène* (*bc*). Les plus longues se trouvent dans la région axiale, les plus courtes à la périphérie ; elles apparaissent donc sans doute en ordre *centrifuge*. Leur ensemble remplit la future *cavité périthéciale* (*v*).

Dans l'ébauche représentée sur la figure A, on retrouve parmi les paraphyses les cellules fertiles (*sp*) observées aux stades précédents,

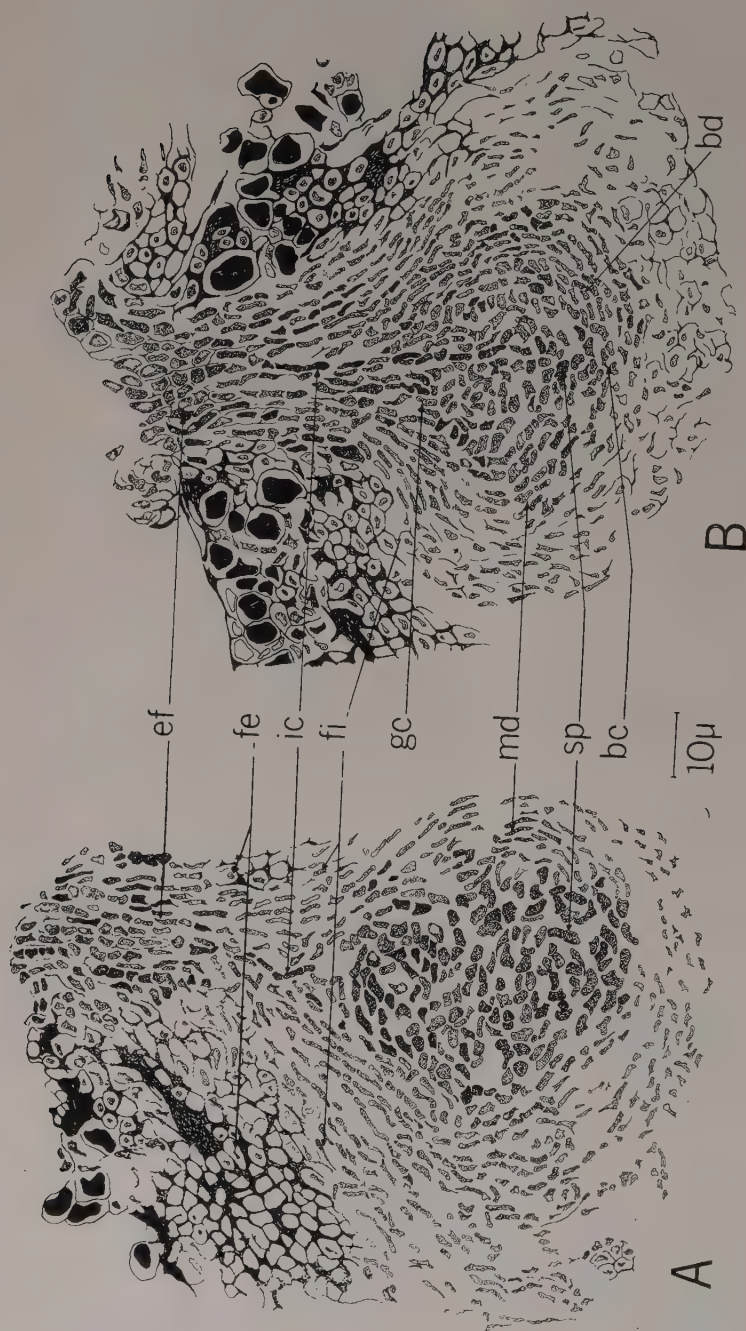


FIGURE 47. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A et B : stade V, formation d'une enveloppe secondaire.
 bc : partie inférieure du carpocentre ; bd : partie basale, à développement basipète, de l'enveloppe secondaire ; ef : faisceau tectal ; fe : partie externe et pointe apicale du carpocentre ; md : manchon ; gc : appareil paraphysioïde ; ic : partie interne de l'enveloppe ; sp : élément de l'appareil sporophytique.

mais elles sont déformées, irrégulièrement colorables et sans doute en voie de dégénérescence. Des portions de filaments étirées représentent ce qui reste de l'appareil paraphysoïde (*gc*), également en voie de disparition. Cette évolution est plus avancée dans l'ébauche dessinée sur la figure B, où par contre les paraphyses sont beaucoup plus nombreuses dans la cavité périthéciale.

Une *nouvelle phase de l'appareil sporophytique* se développe. Elle est représentée par des cellules fortement sidérophiles (*sp'*), peu volumineuses, localisées dans la base du carpocentre, où elles se mêlent aux cellules paraphysogènes.

L'*enveloppe secondaire* s'est épaissie, surtout sur les flancs (*md*). Les filaments qui la constituent ressemblent beaucoup aux paraphyses par la forme, les dimensions et la colorabilité de leurs cellules, mais il existe une solution de continuité très apparente (Fig. B) entre eux, qui sont disposés sur la face interne de l'enveloppe primaire (*fi* + *fe*), et les plus externes des paraphyses, qui sont aussi les plus courtes, comme on l'a déjà vu.

L'*enveloppe primaire* s'accroît également, en harmonie avec la cavité périthéciale. Dans sa partie interne (*fi*), des filaments demeurent reconnaissables, particulièrement sur les flancs. Sa partie externe (*fe*), paraplectenchymateuse, est parfois en relation avec des hyphes de la zone médullaire du thalle (*th*) (Fig. A). Sa partie sommitale (*ef*), formée de filaments à cellules courtes, n'est ni modifiée ni accrue.

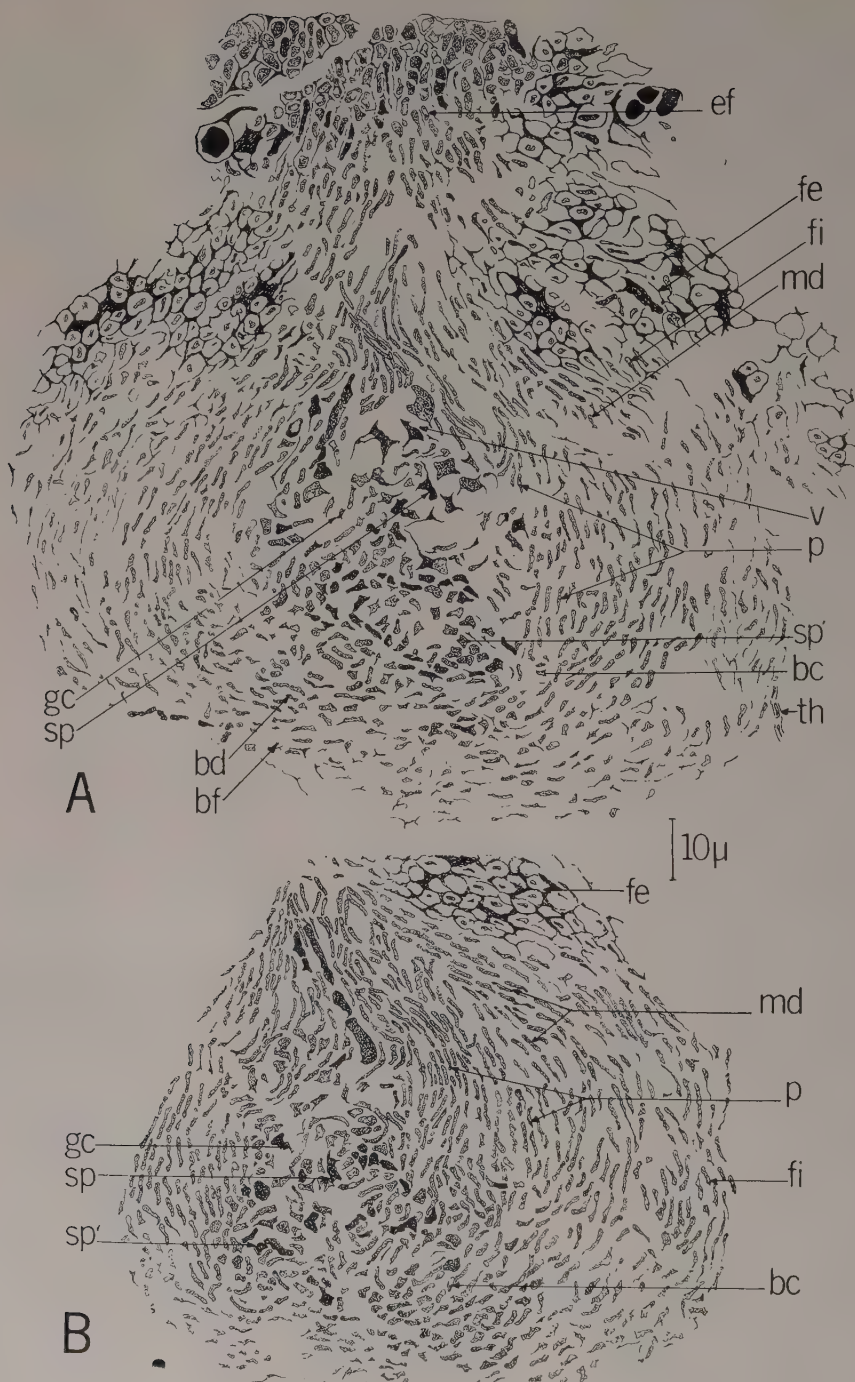
STADE VII : *Passage au stade adulte* (Fig. 49 et 50).

Le passage au stade adulte (Fig. 49, A) est marqué par l'augmentation du nombre des paraphyses (*p*) dans la cavité périthéciale (*v*) et le développement, entre leurs bases, des *hyphes ascogènes* (*ha*), puis des premiers *asques*. Les paraphyses les plus longues sont toujours situées dans la région axiale, ce qui semble indiquer une extension *marginale* des hyphes paraphysogènes.

Dans l'*enveloppe secondaire* (*d*), les filaments sont réunis entre eux par un ciment intercellulaire éosinophile ; ils se transforment en un paraplectenchyme autour de la partie supérieure rétrécie de la cavité périthéciale.

Quand le stade adulte est tout à fait atteint (Fig. 49, B et Fig. 50), le périthèce, accru en direction radiale et en hauteur, a un diamètre de 0,7 mm et une hauteur de 0,4 mm. Il forme un petit massif proéminent, revêtu par les couches supérieures du thalle, sauf toutefois au sommet, où s'ouvre un *ostiole* étroit, d'un diamètre de 20 μ .

La *cavité périthéciale* (*v*), qui était piriforme, devient *ellipsoïdale*. Parallèlement à la surface du thalle, son diamètre mesure 0,4 mm ; perpendiculairement, son petit axe atteint 0,3 mm. Le rétrécissement apical tend à disparaître et au sommet se forme un ostiole (*o*), qui s'ouvre sous l'effet de la poussée mécanique exercée par l'*hyménium*, au cours de sa croissance. Celui-ci est composé d'*asques* (*a*) et de *paraphyses* (*p*). De nouvelles paraphyses y sont apparues entre les précédentes, ce qui montre l'existence, à ce stade, d'une croissance

Fig. 48. — *Porina* sp.

intercalaire ; elle intéresse d'ailleurs aussi les hyphes ascogènes, car des asques à tous les stades sont visibles dans toute la cavité.

L'*enveloppe secondaire* (*d*), formée de filaments réunis par un ciment éosinophile, parfois confondus et donnant des îlots paraplectenchymateux, se distingue encore de l'enveloppe primaire, dont le sommet est entièrement paraplectenchymateux et les flancs constitués par un prosenchyme lâche. Cependant, à la base, les deux enveloppes ont même texture et se font suite sans limite reconnaissable.

L'*enveloppe primaire* (*f*) s'accroît encore sensiblement en direction radiale ; à la périphérie, elle paraît annexer des hyphes du thalle (*th*), avec lesquelles elle était déjà en continuité.

Au sommet, l'*appareil ostiolaire* est entouré par les filaments à cellules courtes qui composaient la partie externe du faisceau tectal (*ef*). Dans cet appareil sont contenues les extrémités des filaments de l'enveloppe secondaire, qui sont redressées et ont l'aspect de *périphysses* (*pe*). Bien qu'aux stades précédents le faisceau tectal ait eu une organisation analogue à celle d'un col de périthèce, l'appareil ostiolaire complètement développé ne forme pas un col bien distinct.

2. LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DU *Porina*.

1) *Les asques* (Fig. 51, A à F).

Les asques se forment à l'extrémité de *filaments ascogènes* (*ha*) ramifiés, composés de *dangeardies* à *anse latérale* (*al*) (Fig. A) ; ils ont, de ce fait, une base bifide. Ils sont d'abord claviformes, puis s'allongent. A maturité (Fig. B), ils mesurent 160 à 180 μ de long et 12 à 15 μ de diamètre dans leur partie moyenne, cylindrique ; la partie supérieure est progressivement rétrécie vers le haut et se termine par une calotte aplatie, dont le diamètre ne dépasse pas 8 μ .

La *paroi des asques* a une structure complexe, qui n'a pu être analysée que sur les préparations colorées par le vert Visba. Les autres réactifs, notamment le bleu coton, ne colorent aucune de ses parties. Elle se rattache au type *bituniqué*, mais avec une *réduction remarquable de l'endoascus*, qui n'est distinct qu'au sommet de l'asque, où il forme un *dôme apical*.

Dans l'asque *mûr* (Fig. C et D), l'exoascus se compose de deux couches, l'une externe (*exe*), colorée en bleu par le vert Visba, et l'autre interne (*exi*), incolore ; il forme au sommet une *calotte apicale* différenciée ; l'endoascus est *stratifié*. La calotte apicale comporte une

FIGURE 48. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A et B : stade VI, formation des paraphyses et de la cavité périthéciale (en B le périthèce n'est pas figuré dans son entier).

bc : appareil sous-hyménial paraphysogène ; *bd* : partie basale de l'enveloppe secondaire ; *ef* : faisceau tectal ; *fe* : partie externe et *fi* : partie interne de l'enveloppe primaire ; *gc* : appareil paraphysoïde ; *md* : partie pleurale (= manchon) de l'enveloppe secondaire ; *p* : paraphyse ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *sp'* : élément de la nouvelle phase de l'appareil sporophytique ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.

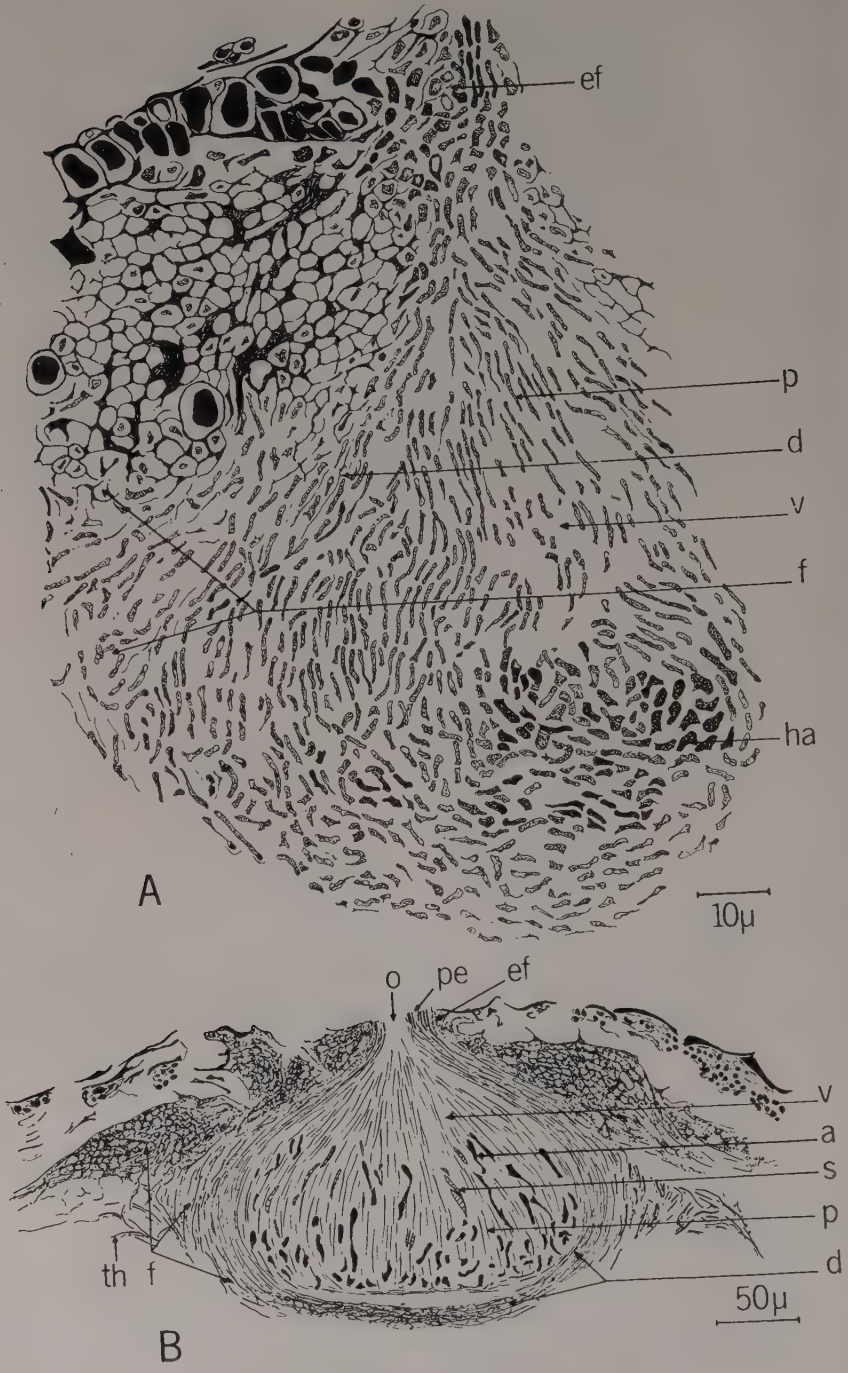


Fig. 49. — *Porina* sp.

partie centrale discoïde, mince, formée par la couche interne de l'exoascus (*exi*), seule conservée à ce niveau. Autour, la couche externe (*exe*) forme un bourrelet épais délimitant le disque central de la calotte. Dans le dôme apical, on distingue :

- une strate externe (*dae*) colorée en bleu foncé, absente sous le disque central de la calotte ;

- une strate moyenne (*dam*) bleu-violacé, surtout développée dans la partie axiale du dôme ;

- une strate interne (*dai*) plus claire, mais en réalité rarement distincte de la précédente.

Ainsi constitué, le dôme apical est creusé d'une *chambre oculaire* (*ch*) cylindrique, peu élevée, que remplit un prolongement de l'épiplasme ; dans ce dernier nous n'avons jamais observé de nasse apicale différenciée.

Vers le bas, les bords du dôme apical s'amincissent progressivement, puis deviennent indistincts. De la sorte, l'endoascus ne semble pas exister ailleurs que dans le sommet de l'asque.

Ainsi constituée, la paroi ascale est doublée intérieurement par un *film interne* (*fi*), qui adhère fortement au plasmalemme de l'épiplasme. Ce film, décrit dans d'autres asques bitunikés par CHADEFAUD (1969), est coloré en bleu foncé par le vert Visba, ainsi que par le bleu coton, comme s'il était protidique ou callosique.

Aux stades jeunes (Fig. E), la paroi de l'asque est plus simple : les deux couches de l'exoascus (*exe* et *exi*) sont encore peu distinctes, et sa partie sommitale n'est pas encore différenciée ; le dôme apical (*da*) est entièrement colorable en violet par le vert Visba, et on n'en distingue pas encore la stratification ; il n'y a pas encore de chambre oculaire ; par contre le film interne (*fi*) est déjà net.

L'asque mûr s'ouvre selon un mécanisme qui s'apparente au « Jack-in-box » (Fig. F), ce qui justifie encore qu'on le rattache au type bituniqué, que ce mode de déhiscence caractérise : une ligne de rupture circulaire apparaît dans le tiers supérieur de l'exoascus ; elle délimite la partie supérieure de celui-ci sous la forme d'un capuchon relativement long, qui se détache du reste ; il s'ensuit la surrection de l'endoascus et du contenu de l'asque, qui est ainsi libéré.

Selon VEZDA (1968) les Lichens du g. *Porina* ont des asques unitunikés, dépourvus d'appareil apical. Cet auteur a, certes, étudié des espèces différentes de celle que nous avons nous-même examinée, mais il est possible aussi qu'il n'ait pas utilisé les réactifs convenables pour analyser la structure de ces asques.

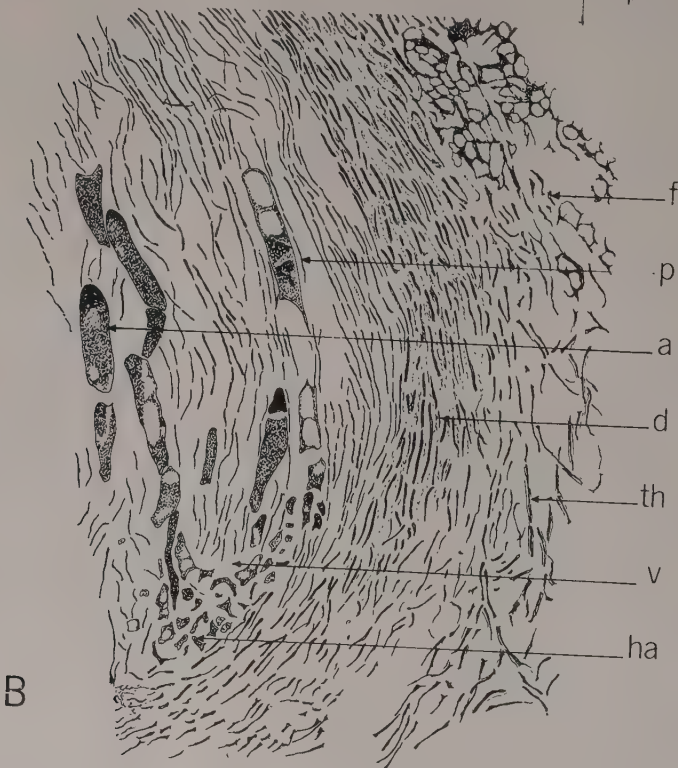
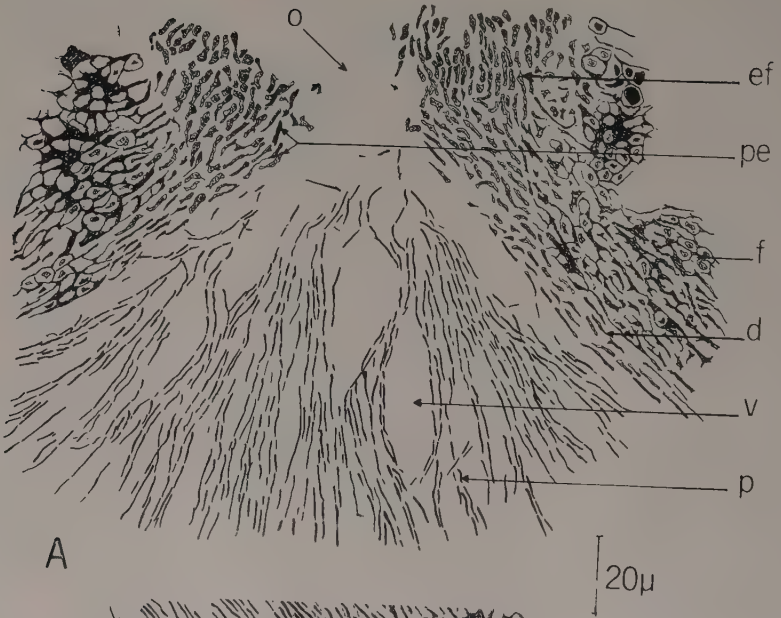
Pour CHADEFAUD, qui a examiné avec nous nos préparations et nous a aidée à les interpréter, les asques du *Porina* pourraient rap-

FIGURE 49. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A : passage au stade adulte.

B : le périthèce adulte.

a : asque ; *d* : enveloppe secondaire ; *ef* : faisceau tectal ; *f* : enveloppe primaire ; *ha* : hyphe ascogène ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *pe* : périphyse ; *s* : ascospore ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.

Fig. 50. — *Porina* sp.

peler ceux du *Physcia aipolia* (Discolichen), qu'il a lui-même étudiés, et chez lesquels l'endoascus forme aussi seulement un dôme apical : dans l'asque mûr, celui-ci est méniscoïde et homogène, comme celui de l'asque jeune du *Porina*.

Si l'on cherche à situer ces espèces dans un tableau de l'évolution des asques, on sera conduit à penser que les asques du *Physcia* et les asques jeunes du *Porina* sont d'un type *pré-archéascé*, caractérisé par l'uniformité de l'exoascus tout autour de l'asque, un fort développement de la partie sommitale de l'endoascus, formant un dôme apical sans chambre oculaire, tandis que ses autres parties deviennent minces, enfin l'absence de nasse et d'anneaux apicaux (cf. CHADEFAUD, LETROUT-GALINOU et FAVRE, 1963 ; CHADEFAUD, LETROUT-GALINOU et JANEX-FAVRE, 1967). C'est là un type qui semble *archaïque*, mais chez le *Porina* il n'est pas conservé : il y a une différenciation du sommet de l'exoascus, réduction de l'endoascus au seul dôme apical et apparition dans celui-ci d'une stratification, que révèle le vert Visba et qui est tout à fait comparable à celle qui s'observe (CHADEFAUD, 1969) dans les asques bituniqués les plus typiques, par exemple ceux de l'Hystériacée *Gloniopsis levantica*.

En définitive, par ses asques le *Porina* ici étudié est un Bituniqué sans nasse apicale bien distincte, et à endoascus réduit au dôme apical.

2) Les ascospores (Fig. 51, G à I).

Les *ascospores* sont, en principe, au nombre de huit par asque ; assez souvent toutefois on en observe seulement six, les deux autres ayant probablement dégénéré. Elles sont incolores, allongées, fusiformes et légèrement arquées. A maturité, elles sont cloisonnées transversalement en seize cellules cylindriques superposées et mesurent 60 à 65 μ de long et 8 à 9 μ de diamètre. Chaque cellule est uninucléée et largement vacuolisée (Fig. H). Dans un même asque on peut trouver des spores à différents stades, avec un nombre de cellules intermédiaire entre 1 et 16 (Fig. 51, B).

La *paroi des ascospores* comporte, de l'intérieur vers l'extérieur, les formations suivantes (Fig. I) :

- une formation *endospore* (*ds*), non colorée par le bleu coton et le vert Visba, qui enveloppe séparément chaque cellule ;
- pas de mésospore distincte ;
- une formation *épispore*, avec l'*exospore* (*xs*), externe, mince, et l'*épispore*. L'exospore apparaît noire dans les préparations colorées par le bleu coton, bleu foncé dans celles colorées par le vert Visba ; l'épispore n'est pas colorée. Elle n'est distincte de la mésospore qu'au

FIGURE 50. — Développement des périthèces d'un *Porina*.

A et B : le périthèce adulte, détails de sa région sommitale (en A) et de sa région margino-basale (en B).

a : asque ; *d* : enveloppe secondaire ; *ef* : faisceau tectal ; *f* : enveloppe primaire ; *ha* : hyphe ascogène ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *pe* : périphyse ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.

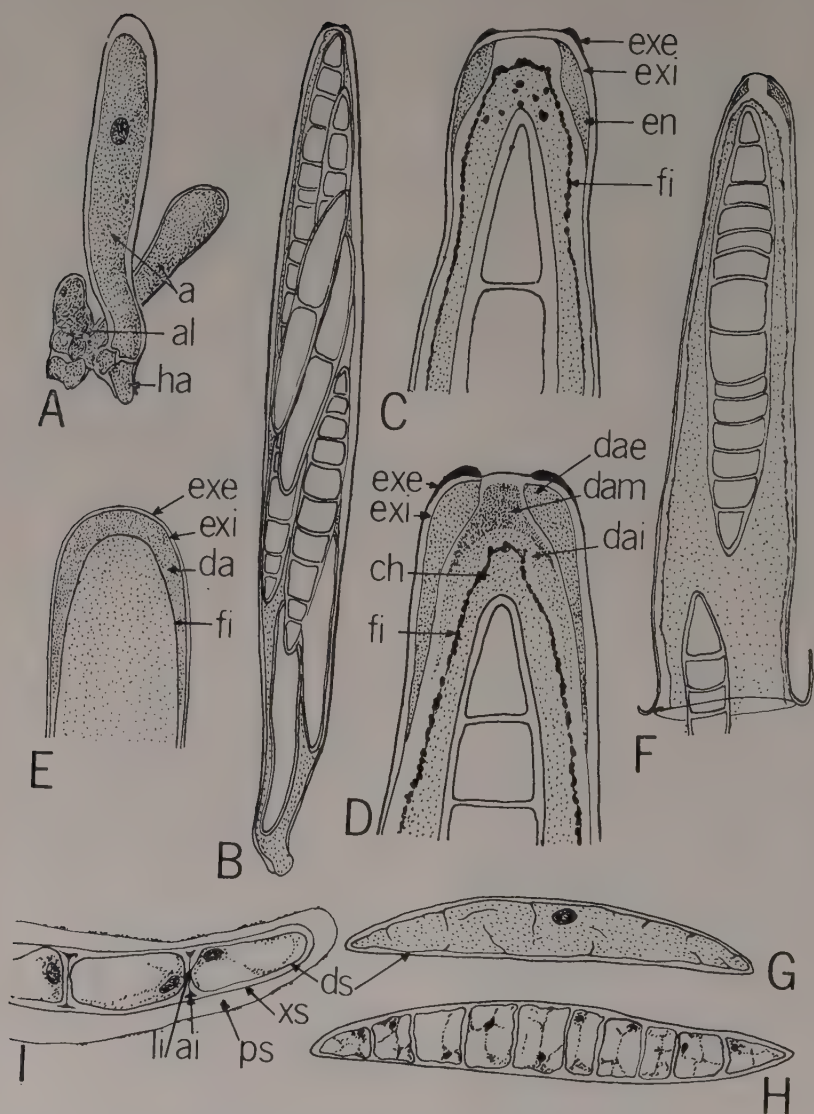


FIGURE 51. — Les asques et les ascospores d'un *Porina*.

A à F : les asques. A : hyphes ascogènes et jeunes asques (X 1100) ; B : asque adulte (X 650) ; C à F : sommets d'asques, adultes (C et D, X 2550), G : jeune (E) et déhiscent (F) (X 1100).

G à I : les ascospores. G : jeune. H : plus âgée (X 1100) ; I : détail d'une spore à 6 cellules (X 1750).

Colorations utilisées : bleu coton (A) ; vert Visba (B à I).

a : asque ; ai : anneau interoculaire ; al : anse latérale ; ch : chambre oculaire ; ds : formation endosporale ; en : endoascus ; exe : couche externe et exi : couche interne de l'exoascus ; fi : film interne de la paroi ; ha : hyphe ascogène ; li : lame interoculaire ; ps : formation périssporale ; xs : formation exosporale.

niveau des *septums intercellulaires*, dans lesquels sont différenciés une *lamelle* (*li*) et un *anneau* (*ai*) *interloculaires*, colorés en bleu foncé par le vert Visba ;

— une formation *périssporale* (*ps*) fortement hygrophile et très épaisse autour des ascospores, après leur sortie de l'asque.

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DU *Porina* ET COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION.

Nous pouvons résumer nos observations relatives au développement des périthèces du *Porina* de la façon suivante :

— ce périthèce se développe à partir d'un *primordium semi-ascostromatique*, dans lequel se différencient un *carpocentre* et une *enveloppe primaire* ;

— au cours du développement, la partie inférieure du carpocentre se transforme en un *appareil sous-hyménial paraphysogène* et sa partie supérieure en un *appareil paraphysoïde*, celui-ci très inégalement représenté selon les ébauches périthéciales observées ;

— le développement des *paraphyses* a pour conséquence la formation de la *cavité périthéciale*, que d'abord elles remplissent. Il s'agit de *paraphyses vraies*, à développement ascendant ; avec les *asques* elles forment ensuite un *hyménium*. Le diamètre de celui-ci augmente ; sa croissance est d'abord *marginale*, puis *intercalaire* ;

— l'*enveloppe primaire* de l'ébauche périthéciale est formée au sommet par un *faisceau tectal*, dont les parties axiale et périphérique n'ont pas même texture ; ensuite elle est doublée *intérieurement* par une *enveloppe secondaire* filamenteuse ; à la fin sa partie sommitale, y compris le faisceau tectal, forment un *appareil ostiulaire*, qui ne constitue pas un vrai col. Au sommet de cet appareil s'ouvre l'*ostiole*, dont la formation paraît dépendre de la croissance en diamètre de l'hyménium.

B — COMPARAISONS.

Dans ce paragraphe seront examinés successivement : la forme du primordium et de l'ébauche périthéciale, le carpocentre, la paroi périthéciale et l'appareil ostiulaire.

1) La forme du primordium et de l'ébauche périthéciale.

L'examen de la figure 44 A montre que l'ébauche du périthèce du *Porina* étudié a la forme d'une *lentille* biconvexe. Elle demeure ensuite longtemps lenticulaire (Fig. 45, B) et nous avons noté qu'elle s'élargit par une croissance marginale.

Ces faits indiquent une ressemblance nette avec les apothécies des Discomycètes non lichénisants les moins évolués, c'est-à-dire ceux que BELLEMÈRE (1967) qualifie de « *Discostromiens lenticulaires* ». Cela peut indiquer que certains, au moins, des Pyrénolichens auraient eu pour ancêtres de tels Discomycètes ; cette hypothèse a d'ailleurs été suggérée en 1967 par CHADEFAUD, LETROUT-GALINOU et JANEX-FAVRE.

2) *Le carpocentre.*

Le carpocentre du *Porina* étudié présente de grandes ressemblances avec celui du *Pyrenula nitida*. Comme lui, en effet :

1. il dérive de la partie *centrale* d'un primordium *semi-ascostromatique* ;

2. au cours du développement de l'ébauche périthéciale il se garnit au sommet d'une *pointe apicale* et devient *conique* ;

3. il se subdivise en *deux* parties : en bas un *appareil sous-hyménial paraphysogène* et au-dessus un *appareil paraphysoïde*, qui disparaît ensuite. Il n'y a pas d'appareil sus-hyménial. Précisons que l'appareil paraphysoïde du *Porina* n'est pas toujours bien différencié ;

4. il a une *croissance marginale*. Celle-ci apparaît notamment quand on observe la disposition des paraphyses, dont les plus courtes, qui sont probablement les plus jeunes, sont à la périphérie de la cavité périthéciale ; mais on ne distingue pas chez le *Porina* une zone de croissance annulaire plexiforme analogue à celle du *Pyrenula* et rappelant la péribase des Lécánorales. On peut penser que la marge du carpocentre du *Porina*, au lieu de conserver une structure de jeunesse, semblable à celle du primordium, se différencie très rapidement et se confond avec le reste du carpocentre.

Ces ressemblances étroites entre les carpocentres du *Porina* et du *Pyrenula* nous conduisent à appliquer au premier les remarques exposées plus haut (cf. p. 554) à propos du second et à conclure que, du point de vue de leur carpocentre, ces deux Pyrénolichens rappellent davantage les Discomycètes inoperculés et les Lécánorales que les Pyrénomycètes non lichénisants.

3) *La paroi périthéciale.*

La paroi du périthèce du *Porina* étudié se compose d'une enveloppe *primaire*, doublée, sur sa face interne, d'une enveloppe *secondaire* et accrue, sur sa face externe, d'éléments thallins. Elle se compose donc des mêmes formations que celle du *Pyrenula nitida*, ce qui nous conduit à les comparer entre elles. Nous examinerons ensuite plus particulièrement l'enveloppe secondaire du *Porina*.

a) *Comparaison des parois périthéciales du Porina et du Pyrenula nitida.*

Ainsi que nous venons de le dire, ces parois ont même composition, elles diffèrent par l'importance relative des deux formations qui les composent, ainsi que par certaines particularités de leur structure et de leur mode de développement.

α) *L'enveloppe primaire* est, par son origine, l'homologue de l'enveloppe *péricentrale* des Lécánorales. Chez le *Porina* étudié, elle est *complète* dès le début, tandis que celle du *Pyrenula* ne comporte d'abord que ses parties *pleurale* et *tectale*, son *plancher* se formant plus tard.

Dans les deux cas, la partie tectale se présente sous forme d'un *faisceau* de filaments (= faisceau épical du *Pyrenula*, faisceau tectal du *Porina*). A la fin, ce faisceau participe à la formation de

l'appareil ostiolaire, avec toutefois des modalités un peu différentes, comme nous le verrons plus loin, en étudiant celui-ci.

Dans les deux cas, également, l'enveloppe primaire s'épaissit en incorporant sur sa face externe des éléments *thallins* ; la participation du thalle est toutefois plus importante chez le *Pyrenula* que chez le *Porina*.

L'enveloppe primaire du *Porina* a une structure *hétérogène*, elle comporte une partie externe paraplectenchymateuse et une partie interne filamenteuse, du moins au cours des premiers stades ; au contraire celle du *Porina* est *homogène*.

β) L'enveloppe secondaire du *Porina* étudié revêt intérieurement toute la cavité périthéciale ; sauf à la base, elle est encore *distincte* de l'enveloppe primaire dans le périthèce mûr. Au contraire chez le *Pyrenula nitida*, l'enveloppe secondaire est *beaucoup moins étendue* : elle est seulement représentée par un *manchon tronconique* dont, à la fin, les parois cellulaires se chargent d'un pigment brun, comme celles de l'enveloppe primaire.

L'enveloppe secondaire du *Porina* a un développement à la fois *acropète* et *basipète*, qui débute *sur les flancs* du jeune ascomarpe, tandis que le manchon du *Pyrenula* se développe seulement *vers le haut*, et à partir d'une zone annulaire *basale*. De la sorte il pourrait être homologue à la partie supérieure de l'enveloppe secondaire du *Porina* ; dans les deux cas le sommet constitue d'ailleurs une partie de l'appareil ostiolaire ; toutefois on retiendra que la zone initiatrice du manchon du *Pyrenula* et celle de l'enveloppe secondaire du *Porina* n'ont pas la même localisation topographique.

b) Remarques sur l'enveloppe secondaire du *Porina*.

Une enveloppe secondaire analogue à celle du *Porina* par son mode de développement a déjà été observée chez le *Dermatocarpon miniatum*. Celle-ci, comme on l'a vu plus haut, apparaît en effet sous forme d'une formation *annulaire* encerclant les *flancs* de la jeune ébauche ; elle s'allonge ensuite *vers le haut*, puis *vers le bas*, jusqu'à revêtir complètement la base de l'ébauche, sous l'appareil sous-hyménial.

Mais l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* se forme beaucoup plus tôt que celle du *Porina* ; sa différenciation débute en effet immédiatement après celle du carpocentre. De plus, dans le périthèce adulte, elle forme à *elle seule* la paroi périthéciale, ainsi que le col et l'appareil ostiolaire ; chez le *Porina* étudié, au contraire, elle double intérieurement une enveloppe primaire et son sommet donne seulement la partie interne de l'appareil ostiolaire. Ce dernier est d'ailleurs peu développé ; en outre le périthèce est dépourvu d'un col bien distinct.

Ainsi qu'on l'a déjà fait à propos du *D. miniatum* (voir p. 533), on peut tenter de comparer l'enveloppe secondaire du *Porina*, d'une part à l'appareil parathécioïde et à l'appareil parathécial des Discomycètes, d'autre part à l'ascothécie des Ascohyméniaux.

La première comparaison conduit aux conclusions déjà exposées en détail : l'enveloppe secondaire du *Porina*, comme celle du *D.*

miniatum, n'a pas tous les caractères d'un appareil parathécioïde ni tous ceux d'un appareil parathécial.

La seconde comparaison montre que les différences que l'enveloppe secondaire du *Porina* présente avec celle du *D. miniatum* (formation plus tardive, fonctions moindres dans le périthèce adulte) l'éloignent davantage que celle-ci d'une ascothécie véritable.

4) L'appareil ostiolaire.

Le périthèce adulte du *Porina* étudié n'a pas de col distinct, mais il possède un appareil ostiolaire différencié. Celui-ci se compose des formations dites « externe » et « intermédiaire » de l'appareil ostiolaire théorique des Pyrénomycètes non lichénisants.

La formation « externe », qui apparaît la première sous forme d'un *faisceau apical*, dérivant du sommet de l'enveloppe *primaire*, se compose d'un axe (à cellules allongées verticalement) et d'une gaine (à cellules courtes) rattachés respectivement aux couches interne et externe de cette enveloppe. Dans le périthèce mûr, les cellules de la gaine entourent l'orifice ostiolaire.

La formation « intermédiaire » est représentée par les extrémités redressées des filaments de l'enveloppe *secondaire*, qui prennent l'aspect de *périphyses*, garnissant le court canal ostiolaire.

L'absence de la formation « interne » est concomitante de celle d'un appareil sus-hyménial, constitué par le sommet du carpocentre. En principe, elle dériverait en effet de cet appareil.

Ainsi composé, l'appareil ostiolaire du *Porina* est identique à celui du *Pyrenula nitida*, mais ce dernier est plus développé, tout au moins dans le périthèce jeune, qui est pourvu d'un long col. De plus, la disposition relative des deux formations composantes n'est pas exactement semblable. Chez le *Porina*, elles sont simplement superposées. Chez le *P. nitida*, la formation intermédiaire est au contraire engainée par la base de la formation externe ; plus haut, celle-ci forme seule le sommet de l'appareil ostiolaire.

4. CONCLUSIONS.

1) Le *Porina* étudié présente beaucoup de ressemblances avec le *Pyrenula nitida*. Ces ressemblances portent à la fois sur le développement et l'organisation du *périthèce* (primordium semi-ascostromatique, enveloppe primaire et secondaire différenciées, carpocentre subdivisé en un appareil sous-hyménial paraphysogène et un appareil paraphysoïde, appareil ostiolaire composé des formations « externe » et « intermédiaire ») et sur les *asques*, qui sont du type bituniqué dans les deux cas.

Les différences entre le *Porina* et le *P. nitida* concernent :

— la morphologie du périthèce : celui du *Porina* est dépourvu de col ;

— l'extension de l'enveloppe secondaire : elle est beaucoup plus grande chez le *Porina* que chez le *Pyrenula* ;

— la structure des asques : ceux du *Pyrenula* sont typiquement bituniqués, avec endoascus bien développé et nasse apicale distincte ;

chez le *Porina*, l'endoascus est pratiquement réduit au dôme apical et la nasse fait défaut, et l'on a ainsi une structure de type bituniqué, mais aberrante ;

— la morphologie des spores : elles sont brunes et formées de 4 cellules lenticulaires chez le *Pyrenula*, hyalines et composées de 16 cellules cylindriques chez le *Porina*.

Ces faits nous paraissent justifier, au moins dans une certaine mesure, le point de vue des systématiciens qui rattachent les *Porina* aux Pyrénulacées, notamment ZAHLDRUCKNER ; mais il faut signaler que cet auteur se base, pour cela, sur la nature des gonidies et non sur des données ontogéniques. D'autres Lichénologues estiment que les *Porina* et les *Pyrenula* appartiennent à deux familles différentes, soit parce que les cellules des spores n'ont pas la même forme (WATSON, 1929) soit parce que les asques sont de types différents : ainsi VEZDA (1968) oppose les asques des *Porina*, selon lui unituniqués et dépourvus d'appareil apical, à ceux des *Pyrenula*, au contraire bituniqués-annellascés : on a vu que telle n'est pas notre opinion sur ce point.

2) Les ressemblances entre le *Porina* étudié et le *P. nitida* sont telles que les remarques résultant de la comparaison du *Pyrenula* avec d'autres Ascomycètes peuvent s'appliquer au *Porina* : ces deux Pyrénolichens apparaissent, par le développement et l'organisation de leurs périthèces, *plus proches des Discomycètes inoperculés et des Discolichens de l'ordre des Lécanorales que des Pyrénomycètes non lichénisants*.

Les particularités des périthèces et des asques du *Porina* appellent les remarques suivantes :

— l'existence d'un *primordium lenticulaire* rappelle de façon très nette le cas des Discomycètes inoperculés les moins évolués ;

— l'extension de l'enveloppe secondaire, comparable à la fois à l'ascothécie des Pyrénomycètes ascohyméniaux et aux appareils parathécioïde et parathécial des Discomycètes, peut indiquer que le *Porina* a un type de développement plus proche du type *ascohyménial* véritable ;

— la réduction de la paroi de l'asque, sauf au sommet, à l'exoascus, conduisant à une structure qui rappelle le type unituniqué, est également en faveur d'un rapprochement avec les Ascohyméniaux, puisque ceux-ci ont fondamentalement des asques de ce type.

CHAPITRE IV

LES PYRÉNOLICHENS A PÉRITHÈCES OSTIOLÉS, MAIS CEPENDANT DÉPOURVUS D'APPAREIL OSTIOLAIRE

I. — ETUDE DE L'*ARTHOPYRENIA CONOIDEA* (FR.) ZAHLBR.

L'*Arthopyrenia conoidea* (Fr.) Zahlbr. est un Pyrénolichen calcicole, caractérisé par un thalle gris-clair, endolithique, à contour non délimité, et des périthèces de grande taille (0,6 à 1 mm), d'un noir mat, s'ouvrant par un ostiole au pôle d'une petite saillie hémisphérique. Les échantillons que nous avons étudiés ont été récoltés sur le versant nord du Lubéron, dans le Vaucluse, à environ 200 mètres d'altitude, sur la molasse burdigalienne.

Nous avons déjà publié une étude du développement des périthèces de ce Lichen (JANEX-FAVRE, 1970). Nous la reprendrons ici en l'amenant sur quelques points de détail.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DE L'*A. conoidea*.

Ce développement nous a paru comporter sept stades successifs : les deux premiers représentent le *primordium périthécial*, les suivants l'*ébauche périthéciale* et le dernier le *périthèce adulte*.

STADE I : Le *primordium périthécial* (Fig. 52, A et B).

La plus jeune ébauche reconnaissable est un *primordium* constitué par un nodule (*pr*) prosenchymateux (Fig. A) [parfois plus ou moins paraplectenchymateux (Fig. B)], approximativement sphérique ou ovoïde. Ce nodule est formé d'hyphes coalescentes, qui se distinguent des hyphes thallines (*th*) banales par une plus forte éosinophilie. Il est accompagné de filaments mycéliens lâchement entremêlés (*pr'*) semblables à ceux du thalle. Il est probable que de tels filaments non différenciés doivent initialement constituer la totalité du *primordium* et qu'ensuite celui-ci se transforme progressivement en un nodule prosenchymateux, formé d'hyphes différenciées. Ainsi constitué au sein du thalle, le *primordium* de l'*A. conoidea* est du type *semi-ascostromatique*.

STADE II : Formation d'une enveloppe thalline autour du *primordium* (Fig. 52, C).

Rapidement les hyphes du thalle les plus proches, latéralement et à la base, deviennent fortement brunes, par pigmentation de leur paroi. Elles forment ainsi une *enveloppe thalline* (*t*), d'abord discontinue, entourant à la fois le nodule et les filaments non différenciés

qui l'accompagnent. Peu à peu cette enveloppe se prolonge vers le haut et rejoint le cortex thallin, formé lui aussi de cellules brunes.

En même temps, le nodule prosenchymateux (*pr*) devient *piriforme* : pour cela s'ajoute à son sommet une partie apicale étroite, différenciée à partir d'une partie des hyphes d'aspect thallin qui occupaient cette région. Ces hyphes forment, à leur tour, un prosenchyme (*pr'*) distinct du thalle ; les autres conservent l'aspect thallin. L'ensemble est coiffé par la partie sommitale de l'enveloppe thalline, formant un *capuchon apical* (*at*).

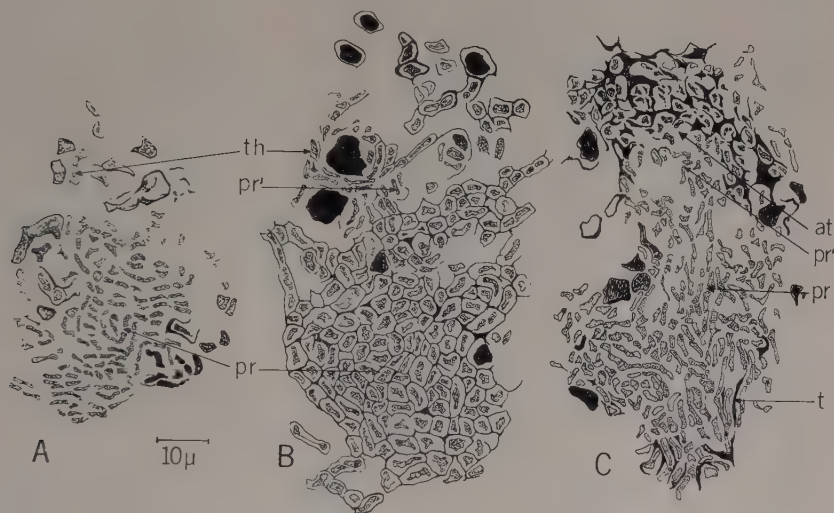


FIGURE 52. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A et B : stade I, le primordium périthécial.

C : stade II, formation d'une enveloppe thalline autour du primordium.

at : capuchon apical thallin ; *pr* : nodule primordial ; *pr'* : filaments encore indifférenciés du sommet du primordium ; *t* : enveloppe thalline ; *th* : élément du thalle.

Le deuxième stade du développement est donc marqué par les transformations suivantes :

1. le nodule prosenchymateux situé dans la partie inférieure du primordium devient *piriforme*, par la différenciation acropète, sur son sommet, d'une partie apicale étroite ;

2. dès le début se forme une *enveloppe thalline*, qui délimite le primordium.

STADE III : L'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre ; formation de l'enveloppe secondaire (Fig. 53, A et B).

La partie prosenchymateuse et piriforme du primordium devient, tout entière, un *carpocentre* (*c*), dans lequel se différencient de volumineuses cellules sidérophiles qui, groupées en un ou plusieurs îlots, sont probablement les cellules de l'*appareil ascogonial* (*as*).

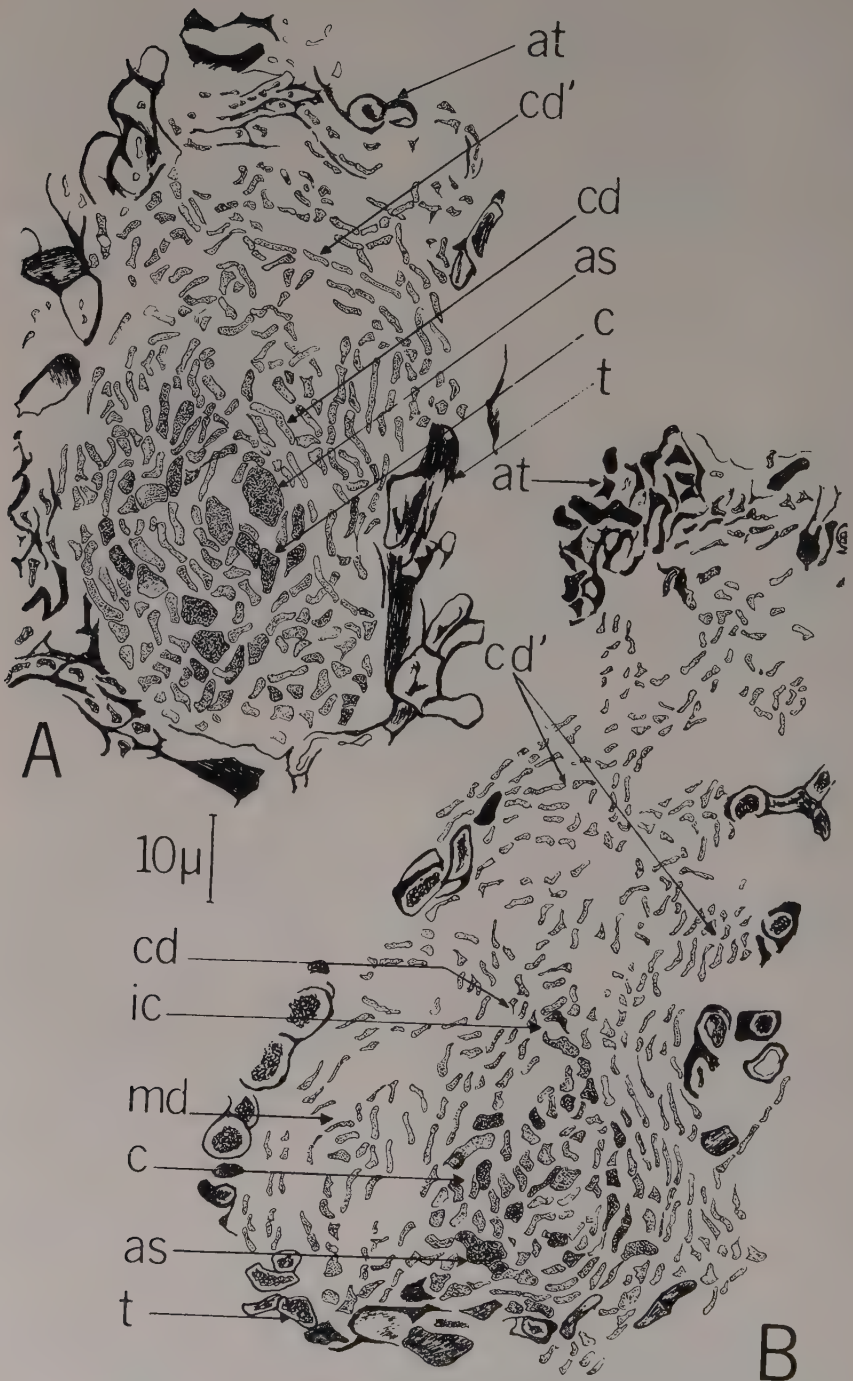


Fig. 53. — *Arthopyrenia conoidea* (Fr.) Zahlbr.

Sur une zone approximativement équatoriale du carpocentre débute la formation d'une *enveloppe secondaire* (Fig. A). Celle-ci apparaît sous la forme d'une *couronne* d'hyphes (*cd*), qui se développent *vers le haut*. Les plus internes s'incurvent vers l'intérieur, pour coiffer le sommet du carpocentre, et leurs extrémités s'entremêlent. Ensuite ces hyphes se développent *vers le bas* (Fig. B), mais elles n'entourent pas la base du carpocentre, qui repose directement sur l'enveloppe thalline (*t*).

Cette enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* nous paraît dériver des hyphes d'aspect thallin qui entourent le sommet du carpocentre, et non du carpocentre lui-même, car on observe dans la partie apicale de l'ébauche des filaments (*cd'*) qui se disposent comme ceux de la couronne et l'accroissent, sans que leur base repose directement sur le carpocentre. Ces hyphes se trouvent situées à l'intérieur de l'enveloppe thalline, dès que celle-ci se différencie (stade II), mais elles conservent l'aspect thallin et ne se différencient qu'après la formation du carpocentre. De la sorte *elles ne forment pas une enveloppe primaire, mais bien une enveloppe secondaire* ; elles présentent d'ailleurs, quoiqu'avec quelques particularités, le mode de développement et la structure propres à celle-ci.

STADE IV : *Formation des premières paraphyses et du plancher de l'enveloppe secondaire* (Fig. 54, A).

L'ébauche périthéciale grossit, tout en demeurant piriforme (diamètre de la base : 60 μ , hauteur : 100 μ). En même temps le carpocentre et l'enveloppe secondaire évoluent.

Dans le *carpocentre*, les îlots de grosses cellules sidérophiles, probablement ascogoniales (*as*), sont toujours présents. Ils sont entourés de cellules du prosenchyme carpocentral, dont l'arrangement n'est plus guère reconnaissable. Ces cellules, relativement petites, ont une section à peu près isodiamétrique. Entre elles sont apparues les premières *paraphyses* (*p*), qui sont des filaments dressés, verticaux, à cellules longues et étroites ; leur extrémité supérieure semble libre : ce sont donc des *paraphyses vraies*. Elles naissent vraisemblablement sur les cellules de la base du carpocentre (*bc*), qui de la sorte constitue un *appareil sous-hyménial paraphysogène*.

L'*enveloppe secondaire* se compose maintenant de la *couronne* (*cd*) (mieux différenciée que précédemment dans la partie sommitale de l'ébauche) et d'une partie *pleurale* épaissie, formant une sorte de *manchon* (*md*). Celui-ci se prolonge autour de la base du carpocentre, en direction *basipète*, et forme ainsi sous le carpocentre un

FIGURE 53. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A et B : stade III, l'ébauche périthéciale, au moment de la différenciation du carpocentre ; formation de l'enveloppe secondaire.

as : élément de l'appareil ascogonial ; *at* : capuchon apical thallin ; *c* : carpocentre ; *cd* : couronne de l'enveloppe secondaire et *cd'* : filaments qui l'accroissent sur son sommet ; *ic* : pointe apicale du carpocentre ; *md* : prolongement basipète de la couronne secondaire ; *t* : enveloppe thalline.

Fig. 54. — *Arthopyrenia conoidea* (Fr.) Zahlbr.

plancher continu (*bd*), de même épaisseur que le manchon, et composé comme lui de cellules allongées disposées en files parallèles. La progression de l'enveloppe en direction basipète est remarquable : elle rappelle notamment ce que nous avons observé pour les enveloppes secondaires du *Dermatocarpon miniatum* et du *Porina*.

A la fin du stade IV, le carpocentre est réduit à sa base, formant un appareil sous-hyménial paraphysogène, qu'on retrouvera aux stades suivants.

STADE V : Croissance et multiplication des paraphyses ; développement des premières hyphes ascogènes (Fig. 54, B et Fig. 55, A).

Dès le début du stade V (Fig. 54, B), les *paraphyses* (*p*) occupent la majeure partie de l'ébauche ; elles sont formées de cellules allongées, très grêles, et présentent quelques ramifications. Elles remplissent la future *cavité périthéciale*. L'appareil sous-hyménial paraphysogène (*bc*) forme sur le plancher de celle-ci un massif peu épais. Les paraphyses les plus récentes sont, pour la plupart, des ramifications de la base des premières formées.

Au centre de l'ébauche, sur le plancher de la cavité périthéciale, se sont développées des *cellules sporophytiques* (*sp*), fortement sidérophiles, issues des cellules ascogoniales. Leur ensemble forme un coussinet dense. Progressivement, de ce coussinet centro-basal se dégagent des hyphes dressées, toujours très colorables, qui sont les premières *hyphes ascogènes* (*ha*) (Fig. 55, A).

L'*enveloppe secondaire* se modifie peu. Sous la pression du faisceau de paraphyses, les hyphes internes de la couronne (*cd*) sont repoussées vers l'extérieur, et sa base s'élargit. La partie apicale étroite de l'ébauche forme progressivement le *col* (*l*) du périthèce (Fig. 55, A) ; dans sa base s'engagent les extrémités des paraphyses les plus longues, qui présentent entre elles des anastomoses. Le manchon pleural (*md*) de l'enveloppe secondaire et son plancher (*bd*) cessent de s'épaissir. Dans leur zone externe, un pigment brun imprègne les parois de leurs cellules.

L'*enveloppe thalline* (*t*) s'épaissit, par l'addition de nouvelles hyphes du thalle sur sa face externe. L'épaississement est très important pour le capuchon apical (*at*), auquel doivent s'incorporer, sur sa face interne, les dernières cellules d'aspect thallin qui, dans de nombreuses ébauches, ne se sont pas toutes ajoutées à la couronne.

FIGURE 54. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A : stade IV, formation des premières paraphyses et du plancher de l'enveloppe secondaire.

B : stade V (début), croissance et multiplication des paraphyses.

as : élément de l'appareil ascogonial ; *at* : capuchon apical thallin ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bd* : plancher de l'enveloppe secondaire ; *cd* : couronne de l'enveloppe secondaire ; *md* : partie pleurale (= manchon) de l'enveloppe secondaire ; *p* : paraphyse ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *t* : enveloppe thalline.

STADE VI : *Accroissement du périthèce, formation des asques et de l'ostiole* (Fig. 55, B).

Au cours du stade VI, le périthèce subit une forte augmentation de volume, par laquelle il devient *proéminent* à la surface du thalle. L'ébauche représentée par la Fig. 55 B mesure, à l'intérieur de l'enveloppe thalline, $130 \times 170 \mu$.

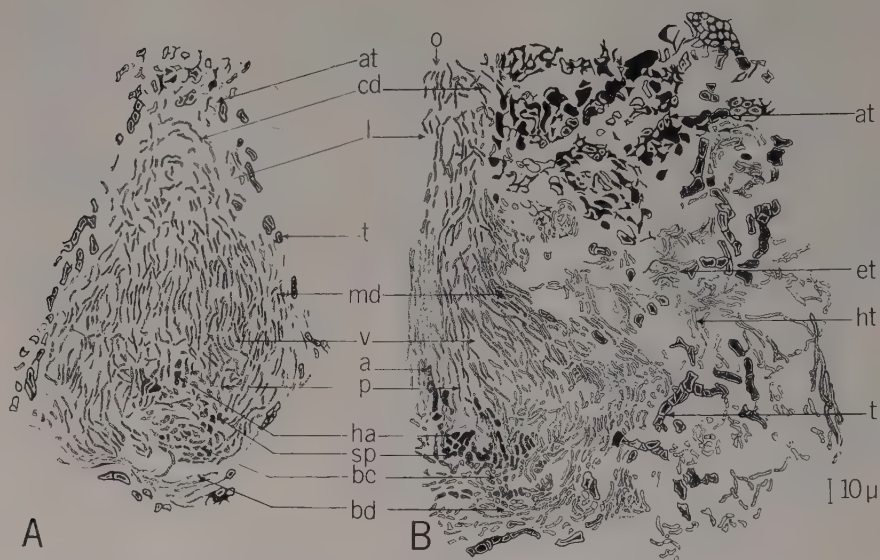


FIGURE 55. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A : stade V (suite), croissance et multiplication des paraphyses ; développement des premières hyphes ascogènes.

B : stade VI, accroissement du périthèce, formation des asques et de l'ostiole. *a* : asque ; *at* : capuchon apical thallin ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *bd* : plancher de l'enveloppe secondaire ; *cd* : sa couronne ; *et* : excroissance thalline ; *ha* : hyphe ascogène ; *ht* : hyphes simulant un amphithécium ; *l* : col ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *t* : enveloppe thalline ; *v* : cavité périthéciale.

Cette augmentation de volume va de pair avec un allongement des paraphyses (*p*) et une augmentation de leur nombre. Comme au stade précédent, elles remplissent la *cavité périthéciale* (*v*). Entre leurs bases se développent les *hyphes ascogènes* (*ha*) ; celles-ci tendent à revêtir tout le plancher de l'ébauche. Elles comportent une longue portion basale dressée ; leur organisation sera décrite plus loin ; à la fin leurs cellules terminales produisent les *asques* (*a*).

Dans la base de l'ébauche on retrouve, sous l'appareil sporophytique (*sp*), l'appareil sous-hyménial paraphysogène (*bc*). Cette base s'aplatit, plus ou moins complètement selon les cas ; elle peut même se soulever et devenir convexe en son milieu.

Dans l'*enveloppe thalline* (*t*) les parties pleurale et basale perdent leur continuité, sans doute parce que leurs cellules ne sont plus capables de croître et de se multiplier, pour continuer à recouvrir complètement les parties internes de l'ébauche en voie de croissance. Le capuchon apical (*at*) subit une forte croissance radiale ; les cellules y ont des parois épaisses et brunes et des cavités très petites. Le capuchon apical accru radialement forme le sommet d'une *excroissance thalline* (*et*) dans laquelle l'ébauche est logée. Pour produire cette excroissance, tout autour de l'ébauche les hyphes du thalle s'allongent, se ramifient, se groupent en faisceaux étroits et dessinent des travées qui délimitent des lacunes irrégulières. Quelques-unes de ces hyphes sont reliées aux plus externes de celles du manchon pleural, et leur disposition simule celle d'hyphes amphithéciales (*ht*). Elles n'en ont pourtant sans doute pas la valeur, puisque selon nous elles résultent d'une restructuration du thalle autour du périthèce, et ne sont pas produites par le manchon. Nous reviendrons sur ce point dans la seconde partie de ce chapitre.

Ebauché, au stade précédent, aux dépens de la couronne secondaire (*cd*), le *col* (*l*) se développe jusqu'au sommet de l'enveloppe thalline, où se forme l'*ostiole* (*o*). Il est conique, rempli par les extrémités anastomosées des paraphyses et inclus dans le sommet de l'enveloppe thalline.

STADE VII : *Passage au périthèce adulte* (Fig. 56, A à C).

Progressivement, la saillie périthéciale devient plus bombée (Fig. A) et finalement hémisphérique (Fig. C : rayon = 0,4 mm). La cavité périthéciale (*v*) est d'abord comprise entre la partie basale plate et la partie supérieure conique, ou col, de l'enveloppe secondaire, mais en s'accroissant elle devient *sphérique*. Comme la croissance en diamètre est surtout importante, à la fin, pour sa partie supérieure conique, le rétrécissement délimitant le col s'efface, et de la sorte il n'est finalement plus distinct. Le diamètre de la cavité atteint alors 0,25 mm.

Dans tout l'intérieur (*v*) du périthèce, les asques (*a*) deviennent très nombreux, et on en trouve à tous les stades de leur développement. Les *paraphyses* (*p*), beaucoup plus longues que les asques (deux à trois fois), sont en très grand nombre. Tandis que leurs sommets sont anastomosés entre eux, leurs portions inférieures et moyennes demeurent rectilignes et ne présentent que de courtes et rares ramifications. Les plus longues, qui sont sans doute les plus âgées, se trouvent dans l'axe du périthèce, mais de très courtes sont intercalées entre elles ; elles apparaissent donc en ordre quelconque, ce qui indique l'existence probable d'une croissance intercalaire. D'autre part, leurs portions sommitales, qui au début remplissaient le col du périthèce, commencent à dégénérer, leurs cellules se vidant de leur cytoplasme ; leurs bases demeurent au contraire bien vivantes.

L'*enveloppe secondaire* reste reconnaissable, mais le sommet du manchon pleural (*md*) et la couronne (*cd*), qui formaient la paroi du col du périthèce, brunissent. La face interne du manchon ne porte pas de ramifications analogues à des périphyses et garnissant le col ; les

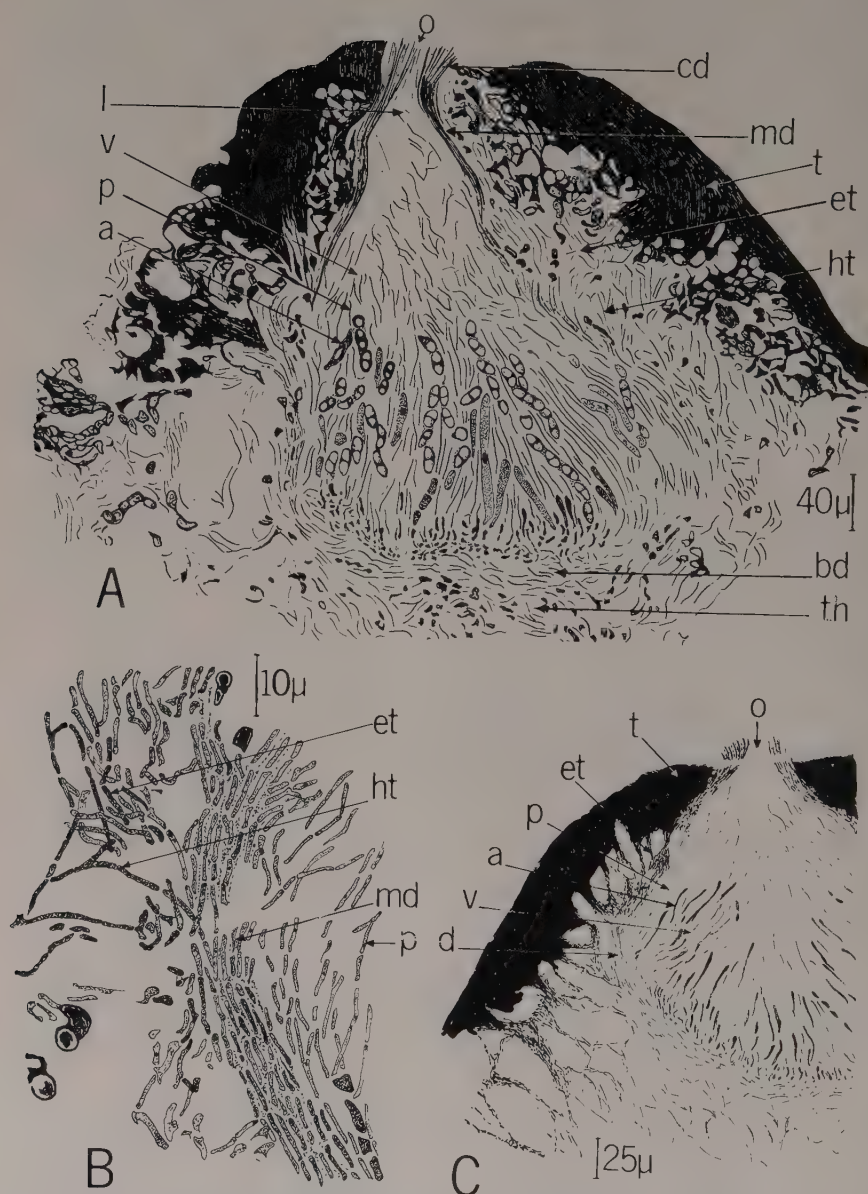


FIGURE 56. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A : stade VII, passage au périthèce adulte et B : détail de la partie pleurale du jeune périthèce.

C : périthèce adulte.

a : asque ; *bd* : plancher de l'enveloppe secondaire ; *cd* : sa couronne ; *d* : enveloppe secondaire ; *et* : excroissance thalline ; *ht* : hyphes simulant un amphithécium ; *l* : col ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *t* : enveloppe thalline ; *th* : élément du thalle ; *v* : cavité périthéciale.

hyphes de la couronne, dressées vers le haut, forment seulement une couronne péri-ostiolaire. Ainsi l'*A. conoidea*, bien qu'ostiolé et pourvu transitoirement d'un col, *n'a pas d'appareil ostiolaire différencié*.

L'enveloppe thalline (*t*) et l'excroissance thalline (*et*) que son sommet coiffe conservent la structure précédemment décrite. La pigmentation brune gagne la partie proprement thalline de l'excroissance. Les relations entre les hyphes de l'excroissance thalline et celles du manchon secondaire sont illustrées par la figure 56 B. A leur tour, une partie des hyphes du thalle situées sous le plancher s'allongent et se chargent de pigment.

2. LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DE L'*A. conoidea*. (Fig. 57).

1) *Les asques*.

Chez l'*A. conoidea*, les hyphes ascogènes sont, comme chez les autres espèces étudiées, formées de *dangeardies à anse latérale* (*al*) nées les unes des autres (Fig. A). Elles sont *dressées* entre les bases des paraphyses. La cellule terminale de chacune d'elles est la cellule pro-ascale d'une dangeardie ascogène ; elle engendre un asque.

Les *asques* jeunes sont cylindriques. Au cours de leur développement, ils conservent cette forme. A maturité (Fig. B), ils mesurent 100 à 150 μ de long et 12 à 14 μ de diamètre. Leur sommet est arrondi. Ils contiennent *huit ascospores* elliptiques, bicellulaires, alignées en une seule file et séparées les unes des autres par des zones d'étranglement, où se rassemble l'épithlasme, fortement granuleux (Fig. C).

Les asques de l'*A. conoidea* sont du type *bituniqué*. Leur paroi comprend, en effet, un *exoascus* et un *endoascus* bien distincts (Fig. C à G).

L'*exoascus* (*ex*) a une épaisseur constante tout autour de l'asque. Il comporte une couche externe, qui se transforme en un gélif, et une couche interne fortement réfringente. Il est colorable par le vert Visba.

L'*endoascus* (*en*), progressivement aminci autour de la partie inférieure de l'asque, est épaissi près du sommet, où il forme un *dôme apical* (*da*) creusé, selon son axe, d'une *chambre oculaire* hémisphérique. Il est, de plus, légèrement épaissi au niveau de chacun des étranglements séparant les spores successives (Fig. C). Il comporte lui-même deux strates :

— une strate *externe* claire, d'épaisseur constante dans la partie supérieure de l'asque, non colorée par le vert Visba ;

— une strate *interne*, au contraire colorée en rose-violacé par ce réactif. Relativement épaisse au niveau du dôme et dans l'intervalle des ascospores, elle se réduit à un film autour de la partie moyenne renflée de celles-ci et est interrompue au sommet du dôme.

La face interne de l'endoascus porte un très mince *revêtement différencié*, ou *film interne* (*fi*), que colore en bleu le vert Visba. Dans la chambre oculaire ce revêtement s'épaissit pour constituer la paroi de la chambre, qui a l'aspect d'une *coque* hémisphérique (*me*), fortement réfringente, colorée en bleu par ce même réactif. Cette coque

équivalait, sous une forme hypertrophiée, au ménisque épaissi que forme souvent, selon CHADEFAUD (1969), le film interne dans le sommet de la chambre oculaire des asques bituniqués. Sa paroi est subdivisée

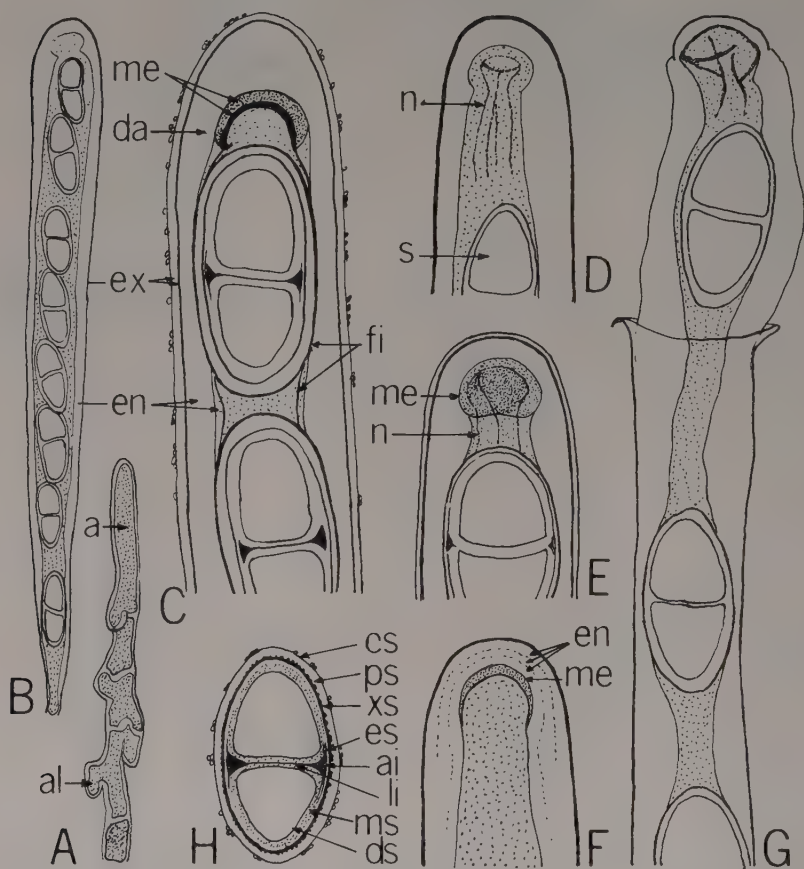


FIGURE 57. — Les asques et les ascospores de l'*Arthopyrenia conoidea*.

A : hyphes ascogènes (X 1100) ; B à G : asques. B : asque adulte (X 650) ; C à F : sommets d'asques à différents stades et G : asque ouvert (X 1750). H : ascospore (X 1750).

Colorations réalisées : bleu coton (fig. A, B, G) ; vert Visba (fig. C, F et H) ; encre Waterman bleue (fig. D) ; Lugol (fig. E).

a : asque ; ai : anneau interloculaire ; al : anse latérale ; cs : ectospore ; da : dôme apical ; ds : endospore ; en : endoascus ; es : épispore ; ex : exoascus ; fi : film interne de la paroi ; li : lame interloculaire ; me : ménisque ; ms : mésospore ; n : nasse apicale ; ps : périspore ; s : ascospore ; xs : exospore.

en deux couches ; la couche interne est plus fortement colorée que l'autre par le vert Visba. D'autre part, le réactif iodo-ioduré lui donne une coloration orangée, comme si sa paroi contenait des protides (Fig. E).

Dans la chambre oculaire est différenciée une *nasse apicale* (*n*), colorée en bleu par le bleu coton et le vert Visba, donc sans doute de nature protidique (ou callosique ?). Elle est formée, en principe, de quatre longues baguettes, généralement rectilignes mais parfois torsadées entre elles, réunies au sommet.

L'asque mûr s'ouvre selon le mécanisme du « *Jack-in-box* » (Fig. G). Chez l'*A. conoidea* celui-ci est *typique* : la rupture de l'exoascus, qui se produit généralement dans le tiers supérieur de l'asque, est suivie de la surrection de l'endoascus et du contenu de l'asque. L'endoascus, séparé de l'exoascus, se gonfle d'eau.

Selon VEZDA (1968) les asques de l'*A. conoidea* sont *bituniqués* et *annellascés*, mais ce dernier terme n'est pas utilisé par cet auteur avec le sens précis que lui a donné CHADEFAUD depuis 1942 : il s'applique aux asques dans lesquels l'endoascus porte, près du sommet, un épaississement annulaire, délimitant une chambre relativement large et peu élevée. Au contraire l'anneau défini par CHADEFAUD est une différenciation dépendant de l'endoascus, autour de la chambre oculaire du dôme apical, et souvent aussi dans un pendentif de celui-ci.

2) Les ascospores (Fig. H).

Les ascospores ont une forme elliptique ; leur longueur est de 15 à 23 μ et leur diamètre équatorial de 7 à 9 μ . Elles sont cloisonnées en deux cellules égales ; chacune d'elles est largement vacuolisée et pourvue d'un noyau unique, localisé près du septum intercellulaire.

La *paroi* des spores est complexe ; elle comporte plusieurs formations que la coloration au vert Visba permet de distinguer. De l'intérieur vers l'extérieur on observe successivement, après cette coloration :

- une *formation endosporale*, avec l'*endospore* (*ds*), mince et colorée en violet foncé, qui entoure séparément le contenu de chaque cellule et la *mésospore* (*ms*), plus épaisse et colorée en rose-violacé ;
- une *formation épisporale*, dans laquelle l'*épispor* (*es*) est très mince et peu distincte, tandis que l'*exospore* (*xs*), plus épaisse, est colorée en bleu et ornée de granules ;
- une *formation périsporale*, relativement peu épaisse et comportant la *périspore* (*ps*), claire, et l'*ectospore* (*cs*), violacée, qui la revêt.

Dans le *septum* intercellulaire, on observe une très mince *lame interlocaire* (*li*), dont le pourtour est épaissi en un *anneau interlocaire* (*ai*), et, de part et d'autre de cette lame, la partie de la *mésospore* et la partie de l'*endospore* qui revêtent la face proximale de la cellule correspondante.

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DE L'*A. conoidea* ET COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION.

D'après nos observations, le développement des périthèces de l'*A. conoidea* peut être résumé de la façon suivante :

- le développement commence par la différenciation d'un *primordium semi-ascostromatique* qu'entoure, à partir du stade II, une *enve-*

loppe thalline brune. Ensuite la partie inférieure, plus ou moins plectenchymateuse et piriforme du primordium donne le *carpocentre*. Puis le plectenchyme carpocentral disparaît, sauf sa base, qui constitue un *appareil sous-hyménial paraphysogène*. Ce dernier occupe le fond de la *cavité périthéciale*, remplie par les *paraphyses* auxquelles il donne naissance ;

— au cours de ces transformations, le carpocentre s'entoure d'une *enveloppe secondaire*. Celle-ci s'ébauche sous forme d'une *couronne* de filaments différenciée dans la partie supérieure du primordium, à l'intérieur de l'enveloppe thalline. Les filaments de la couronne se développent ensuite vers le bas et donnent successivement les parties *pleurale* (= *manchon*) et *basale* (= *plancher*) de l'enveloppe secondaire, qui entoure finalement toute la cavité périthéciale ;

— le *périthèce adulte* comprend donc finalement une *cavité* remplie de *paraphyses* et d'*asques*, entourée par une double enveloppe, dont l'interne est une *enveloppe secondaire* et l'externe une *enveloppe thalline*. Il est pourvu d'un ostiole, et temporairement d'un col distinct, mais *dépourvu d'un appareil ostiolaire* différencié ;

— de plus, le périthèce adulte est logé dans une *excroissance thalline*, développée aux dernières phases de son ontogénie.

B — COMPARAISON AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

Le primordium, puis les trois formations dont dérivent les différentes parties du périthèce de l'*A. conoidea*, à savoir : le carpocentre, l'enveloppe secondaire et l'enveloppe thalline, seront successivement examinés.

1) Le primordium.

1. L'*A. conoidea* a un primordium *semi-ascostromatique*, comme la plupart des Pyrénolichens étudiés jusqu'ici, mais contrairement aux deux autres *Arthopyrenia* examinés au début de ce travail : l'*A. fallax* et l'*A. submicans*, à primordium de type *ascostromatique*.

Ces deux espèces diffèrent aussi de l'*A. conoidea* par le mode de développement et l'organisation de leur périthèce, qui est typiquement *ascoloculaire*. C'est pourquoi une comparaison, point par point, d'espèces aussi différentes, bien que groupées dans le même genre, nous paraît ici dénuée d'intérêt. Nous y reviendrons à la fin de ce travail, dans la discussion générale où nous comparerons entre eux les divers types de développement rencontrés chez les Pyrénolichens.

2. Le primordium de l'*A. conoidea* comporte deux parties superposées :

— une partie *inférieure*, prosenchymateuse ou plus ou moins para-plectenchymateuse, qui devient piriforme et donne le *carpocentre* ;

— une partie *supérieure*, qui demeure longtemps très peu différente du thalle et ne se différencie qu'après le carpocentre, pour donner l'*enveloppe secondaire*.

Une telle subdivision du primordium n'a pas été rencontrée chez les autres Pyrénolichens étudiés.

3. Le primordium de l'*A. conoidea* est entouré d'une *enveloppe thalline*. Ce type d'enveloppe a été observé chez d'autres espèces mais jamais à un stade aussi précoce, ni sous une forme aussi complète.

2) *Le carpocentre.*

1. Le carpocentre de l'*A. conoidea* dérive de la partie *inférieure* du primordium, qui est très tôt bien différenciée par rapport au thalle, et dans laquelle se développe un appareil ascogonial. Il est *dépourvu d'enveloppe primaire*, ce qui le rapproche de celui des *Verrucaria* étudiés dans le présent Mémoire ou du *Dermatocarpon miniatum*. Il diffère toutefois de ces derniers parce qu'il ne provient pas de la totalité du primordium.

2. Comme celui des Pyrénolichens précédemment étudiés (*Arthopyrenia fallax*, *A. submicans* et *Verrucaria controversa* mis à part), le carpocentre de l'*A. conoidea* a un sommet *conique* en forme de pointe apicale.

3. Au cours du développement de l'ébauche périthéciale, le carpocentre se réduit à sa partie basale, qui constitue un *appareil sous-hyménial paraphysogène*. La réduction du carpocentre est donc aussi importante que chez le *Dermatocarpon miniatum*. On a vu, à propos de ce Lichen (p. 531), qu'elle peut rappeler le cas de certains Pyrénomycètes ascohyméniaux, relativement évolués quant à leur carpocentre.

L'absence d'un appareil paraphysoïde distingue l'*A. conoidea* (et le *D. miniatum*) du *Pyrenula nitida* et du *Porina* (chez lequel toutefois cet appareil a un développement *irrégulier*). Elle le distingue aussi des Lécánorales.

4. Le carpocentre de l'*A. conoidea* diffère encore de celui des Lécánorales par l'absence d'une zone de croissance marginale différenciée, zone qui existe aussi chez le *Pyrenula nitida* et, sous une forme non typique, chez le *Porina*.

3) *L'enveloppe secondaire.*

Elle apparaît sous la forme d'une *couronne* de filaments coiffant le carpocentre, puis elle entoure complètement le périthèce, par suite du développement *basipète* de ces filaments, qui donne successivement un *manchon pleural* et un *plancher basal*.

La comparaison de cette enveloppe avec celle des autres Pyrénolichens étudiés (*Verrucaria cazzae*, *Dermatocarpon miniatum*, *Pyrenula nitida*, *Porina*) conduit aux remarques suivantes :

1. Par son développement *exclusivement basipète*, débutant sur le sommet du carpocentre, l'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* rappelle celle du *Verrucaria cazzae*, mais cette dernière se développe seulement autour de la partie supérieure du carpocentre, et est donc *incomplète*. De plus elle a une structure et une fonction différentes dans le périthèce adulte : en effet, alors que l'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* revêt la cavité périthéciale, celle du *V. cazzae* forme, autour de la moitié supérieure du périthèce, la partie externe de la

paroi, qui se présente comme un involucre à structure plectenchymateuse entourant l'appareil ostiolaire ; le revêtement de la cavité périthéciale dérive, quant à lui, de l'appareil sus-hyménial carpocentral ;

2. Une enveloppe secondaire *complète*, comme celle de l'*A. conoidea*, existe bien chez le *D. miniatum* et le *Porina*, mais son développement et sa structure ne sont pas exactement semblables. En effet :

a) le développement de l'enveloppe secondaire du *D. miniatum* et du *Porina* débute *sur les flancs* du jeune ascocarpe et il est à la fois *acropète* et *basipète* ;

b) la couronne sommitale est bien développée chez le *D. miniatum*, comme chez l'*A. conoidea* ; elle est réduite chez le *Porina* ;

c) la partie supérieure de cette enveloppe donne la formation *intermédiaire* de l'appareil ostiolaire. Chez le *D. miniatum*, cette formation est bien développée, sous la forme d'un manchon garni de périphysses ; celles-ci sont des ramifications internes des hyphes de l'enveloppe, dont le sommet forme une couronne péri-ostiolaire. Chez le *Porina*, la formation intermédiaire constitue seulement la partie interne de l'appareil ostiolaire et elle ne porte qu'un petit nombre de périphysses. Chez l'*A. conoidea*, la formation intermédiaire de l'appareil ostiolaire manque totalement et son absence est liée à la suppression de la partie supérieure de l'enveloppe secondaire ; la couronne sommitale, seule présente, devient une couronne péri-ostiolaire ;

3. L'enveloppe secondaire du *Pyrenula nitida*, réduite à sa partie supérieure, à croissance acropète, s'oppose à celle de l'*A. conoidea*, chez laquelle c'est au contraire cette partie qui fait défaut.

4. L'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* a pour origine la partie supérieure du primordium ; elle se différencie peu après le carpocentre. Celle du *D. miniatum*, dont la formation débute très tôt, tout de suite après la différenciation du carpocentre, semble dériver directement du thalle. Chez le *Pyrenula nitida* et le *Porina*, la différenciation de l'enveloppe secondaire est plus tardive et la nature de la zone initiatrice est difficile à déterminer.

Ces données, relatives au développement et à l'origine de l'enveloppe secondaire des Pyrénolichens, seront examinées dans la dernière partie de ce travail ; nous tenterons alors d'en dégager quelques idées générales.

5. L'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* présente, en outre, comme celle des autres Pyrénolichens, certaines analogies, d'une part avec l'appareil parathécioïde et l'appareil parathécial des Discomycètes inoperculés, d'autre part avec l'ascothécie des Ascohyméniaux. En effet :

a) l'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea* se développe comme le *manchon parathécioïde* des Discomycètes inoperculés, mais son développement est d'une part plus complet, puisqu'il aboutit même à la formation d'un plancher, et d'autre part moins complexe, puisqu'il ne produit pas de garniture interne, comparable aux paraphyses

du manchon des Discomycètes, et aucune formation homologue de leur appareil parathécial. L'absence de cet appareil va de pair avec celle d'un développement acropète du manchon, par lequel il est engendré. Une garniture externe, comparable au revêtement amphithécioïde des Discomycètes, semble toutefois exister, comme nous le verrons plus loin ;

b) sa structure et sa localisation topographique rappellent celles de l'enveloppe *ascothéciale* des Ascohyméniaux, mais cette dernière a un développement le plus souvent exclusivement acropète, et son sommet donne la formation intermédiaire de l'appareil ostiolaire.

En conclusion, on constate que l'enveloppe secondaire de l'*A. conoidea*, par les particularités qu'elle présente, paraît relativement plus proche que celle des autres Pyrénolichens étudiés du manchon parathécioïde des Discomycètes, et plus éloignée de l'ascothécie des Ascohyméniaux.

4) L'enveloppe thalline.

1. D'après nos observations, le primordium de l'*A. conoidea* est entouré, dès le stade II, par une *enveloppe thalline*. Plus tard la cavité périthéciale et son enveloppe secondaire sont logées dans une *excroissance thalline*, qui s'ajoute aux restes du revêtement thallin primordial.

2. Parmi les Pyrénolichens étudiés précédemment, certaines ont également une enveloppe thalline. Ce sont :

— le *Verrucaria cazzae*. Chez lui, cette enveloppe est réduite à sa *partie basale*, cupuliforme, qui englobe la base de l'ébauche et se prolonge quelque peu sur ses flancs ;

— le *Verrucaria confluens*. Son enveloppe thalline forme la partie *externe* de la paroi périthéciale. Sa partie *basale* est formée de filaments sub-parallèles anastomosés. Sa partie *supérieure* constitue un *involucre*, qui coiffe l'ébauche et se développe latéralement de haut en bas, en direction radiale. La différenciation de l'enveloppe thalline commence au stade IV.

Il est à remarquer que les périthèces de ces deux *Verrucaria* sont, comme ceux de l'*A. conoidea*, *dépourvus d'enveloppe primaire*. Celui du *V. cazzae* possède, en plus de son enveloppe thalline, une enveloppe secondaire, réduite à sa partie supérieure, et une enveloppe interne carpocentrale. Chez le *V. confluens*, l'enveloppe thalline est doublée intérieurement d'une enveloppe carpocentrale. Ces faits conduisent à s'interroger sur les rapports qui peuvent exister entre l'enveloppe primaire et l'enveloppe thalline : ce problème sera discuté plus loin.

3. L'excroissance thalline dans laquelle est logé le périthèce adulte de l'*A. conoidea* a une structure remarquable, qui rappelle celle du *revêtement amphithécioïde* ou de l'*amphithécium* des Discomycètes inoperculés.

Selon BELLEMÈRE (1967), le *revêtement amphithécioïde* est constitué, dans les ébauches relativement âgées, par la partie externe (ou par l'ensemble) du conceptacle stromatique plectenchymateux qui en-

ture le carpocentre. Dans la région concernée, les cellules tendent à se disposer en files plus ou moins divariquées, dirigées à la fois vers le haut et vers l'extérieur. Chez les espèces pourvues d'un manchon parathécial, celui-ci se garnit sur sa face externe d'un revêtement *amphithécial*, qui a une texture peu différente de celle du revêtement *amphithécioïde* et est en continuité avec lui.

Ainsi le revêtement périthécial externe de l'*A. conoidea*, qui résulte d'une *restructuration* du thalle autour du périthèce, pourrait représenter un revêtement *amphithécioïde*, non *amphithécial*, comparable à celui que peut donner, autour du manchon parathécioïde, le conceptacle *stromatique* des *Discomycètes inoperculés*.

4. Il résulte de là que l'*excroissance thalline* de l'*A. conoidea* pourrait être homologuée, dans une certaine mesure, au *conceptacle stromatique* de ces *Discomycètes*. Il faut toutefois remarquer que cette excroissance se forme tardivement, après l'enveloppe thalline proprement dite, et que celle-ci elle-même se différencie autour du plexus primordial, tandis que la formation du conceptacle *stromatique* des *Discomycètes* *précède* celle du plexus, qui se forme dans son intérieur. Il n'en reste pas moins vrai que la formation de l'*excroissance thalline* de l'*A. conoidea* montre peut-être que le constituant fungique de ce Lichen, à la façon de beaucoup d'autres *Ascomycètes*, est demeuré apte à produire des stromas (= *ascostromas*) logeant ses *ascocarpes*.

EN CONCLUSION, l'étude de l'ontogénie et de la structure des périthèces de l'*A. conoidea* et de ses asques fait apparaître que ce *Pyrénolichen* ne présente de ressemblance globale avec aucun des autres *Pyrénolichens* précédemment étudiés, et qu'il ne peut être rattaché, par l'ensemble de ses caractères, à aucun type connu d'*Ascomycètes*. Par contre, chacun de ces caractères, examiné séparément, peut être interprété par comparaison avec ceux des divers groupes d'*Ascomycètes*, notamment :

— les *Discomycètes inoperculés* : ceux-ci ont été évoqués à propos de l'enveloppe secondaire, du revêtement *amphithécioïde* et de l'*excroissance thalline*, de l'absence d'appareil ostiolaire différencié ;

— les *Pyrénomycètes ascohyméniaux*, évoqués à propos de la réduction du carpocentre et de l'enveloppe secondaire ;

— les *Pyrénomycètes ascoloculaires* : ces derniers ont en effet des asques bituniqués-nassascés, du même type que ceux de l'*A. conoidea* (mais il en existe aussi de ce type chez certains *Discolichens* - *Graphidales* par exemple).

Ces faits indiquent sans doute que l'*A. conoidea* est l'aboutissement d'une évolution complexe et ils montrent que cette évolution a dû se produire indépendamment pour les différents caractères examinés.

II. — ETUDE DE L'*ARTHOPYRENIA SUBLITORALIS* (LEIGHT.) ARN.

L'*A. sublitoralis* (Leight.) Arn. est un *Pyrénolichen* crustacé, qui se développe sur les rochers et les coquillages maritimes. Ses gonidies

sont des Cyanophycées, des g. *Hyella* et *Mastigocoleus* ; elles peuvent être très peu nombreuses ou manquer. Son thalle est mince, souvent à peine visible et discontinu ; il porte des périthèces noirs, sphériques, s'ouvrant par un ostiole punctiforme. Ces périthèces sont complètement inclus dans le thalle ou légèrement proéminents. Leur diamètre ne dépasse pas 0,2 mm.

Les échantillons que nous avons utilisés étaient développés sur des coquilles de Balanes, récoltées au Cap Croisette à Marseille (Bouches-du-Rhône).

Cette espèce a été rangée dans le g. *Thelidium*, sous le nom de *T. litorale* par KEISSLER (1938). Elle est sans doute identique à l'*Arthopyrenia litoralis* auct., qui vit dans des biotopes analogues, et dont le constituant fungique serait un Pyrénomycète ascoloculaire, le *Didymella conchae* Bonar = *D. balani* (Winter) J. Feldmann, capable de vivre à l'état non lichénisant.

1. LE DÉVELOPPEMENT DES PÉRITHÈCES DE L'*A. sublitoralis*.

Ce développement comporte huit stades successifs : le premier est celui du *primordium périthécial*, les suivants ceux de l'ébauche *périthéciale* et le dernier correspond à l'état *adulte*.

STADE I : Le *primordium périthécial* (Fig. 58, A).

La formation des périthèces de l'*A. sublitoralis* débute par la différenciation, dans le thalle, d'un *primordium semi-ascostromatique*, constitué par un nodule prosenchymateux (*pr*) formé d'hyphes plus colorables que les hyphes thallines (*th*) banales.

STADE II : Différenciation du *carpocentre* (Fig. 58, B).

Au deuxième stade, le primordium, accru vers le haut et devenu *conique* (diamètre à la base : 35 μ , hauteur : 30 μ), se transforme tout entier en un *carpocentre*, composé d'une partie inférieure mince, formée de quelques hyphes étalées horizontalement (*bc*) et d'une partie supérieure constituée par un plexus d'hyphes sub-verticales (*pc*).

On remarquera l'absence d'enveloppe primaire autour du carpocentre ainsi formé.

STADE III : Formation de l'appareil *ascogonial* et d'un *capuchon thallin apical* (Fig. 58, C).

Au stade III, l'ébauche a grossi et elle est devenue approximativement *ovoïde*, le gros bout étant situé dans la région proximale de l'ébauche. Les dimensions sont, pour l'ébauche dessinée, 40 μ selon le petit axe de la coupe et 50 μ selon le grand axe.

Dans le carpocentre est apparu un *appareil ascogonial*, formé de *pelotons ascogoniaux* (*pa*) surmontés de courts filaments dressés ; ses cellules sont volumineuses et fortement sidérophiles.

La partie distale de l'ébauche, plus étroite que sa partie proximale, est formée par un *capuchon d'hyphes thallines* (*td*) qui coiffe le sommet pointu du carpocentre et se différencie, aux stades suivants,



FIGURE 58. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia sublittoralis*.
 A : stade I, le primordium périthécial.
 B : stade II, différenciation du carpocentre.
 C : stade III, formation de l'appareil ascogonial et d'un capuchon thallin apical.

bc : partie basale du carpocentre ; pa : plexus carpocentral ; pr : nodule primordiale ; td : partie basale du carpocentre ; pc : péloton ascogonial ; th : élément du thalle.

pour donner la partie tectale d'une enveloppe secondaire. Les hyphes internes de ce capuchon sont incurvées, appliquées contre la pointe du carpocentre ; celles qui leur font suite vers l'extérieur sont progressivement redressées jusqu'à la verticale.

STADE IV : Apparition des trichogynes et début de différenciation du capuchon apical (Fig. 59, A).

A ce stade l'appareil ascogonial se complète par le développement de trichogynes (*tr*), qui surmontent les pelotons ascogoniaux et sont

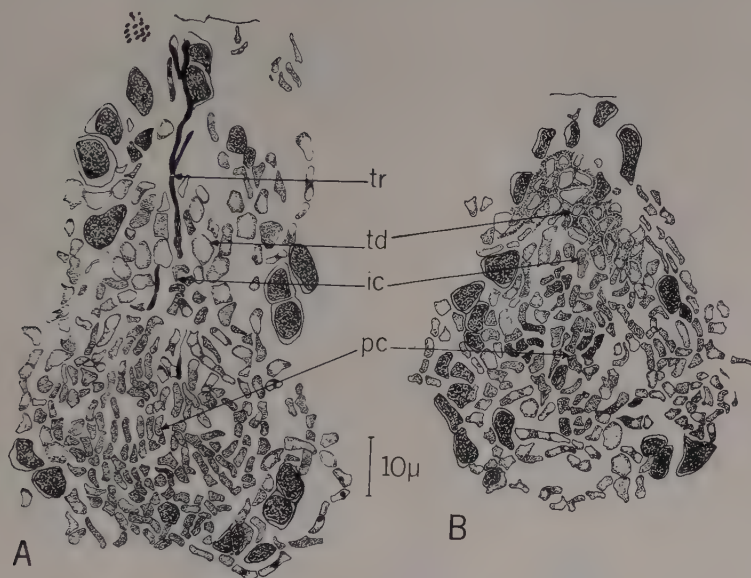


FIGURE 59. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia sublitoralis*.

A : stade IV, apparition des trichogynes et début de différenciation du capuchon apical.

B : stade V, régression de l'appareil ascogonial et suite de la différenciation du capuchon apical.

ic : pointe apicale du carpocentre ; *pc* : plexus carpocentral ; *td* : capuchon apical ; *tr* : trichogyne.

formés de longues cellules grêles. Ils sortent de la pointe apicale (*ic*) du carpocentre et percent, selon son axe, le capuchon thallin (*td*). Dans l'ébauche représentée, les trichogynes sont bien visibles, mais les cellules des pelotons ne sont plus guère distinctes de celles du plexus carpocentral (*pc*), qui constituent une sorte de palissade d'hyphes dressées.

Dans la partie apicale de l'ébauche, les cellules du capuchon thallin commencent à se différencier ; elles sont fortement dilatées et pourvues de volumineuses vacuoles. Par cette différenciation, ce capuchon devient la partie tectale d'une enveloppe secondaire, coiffant le carpocentre.

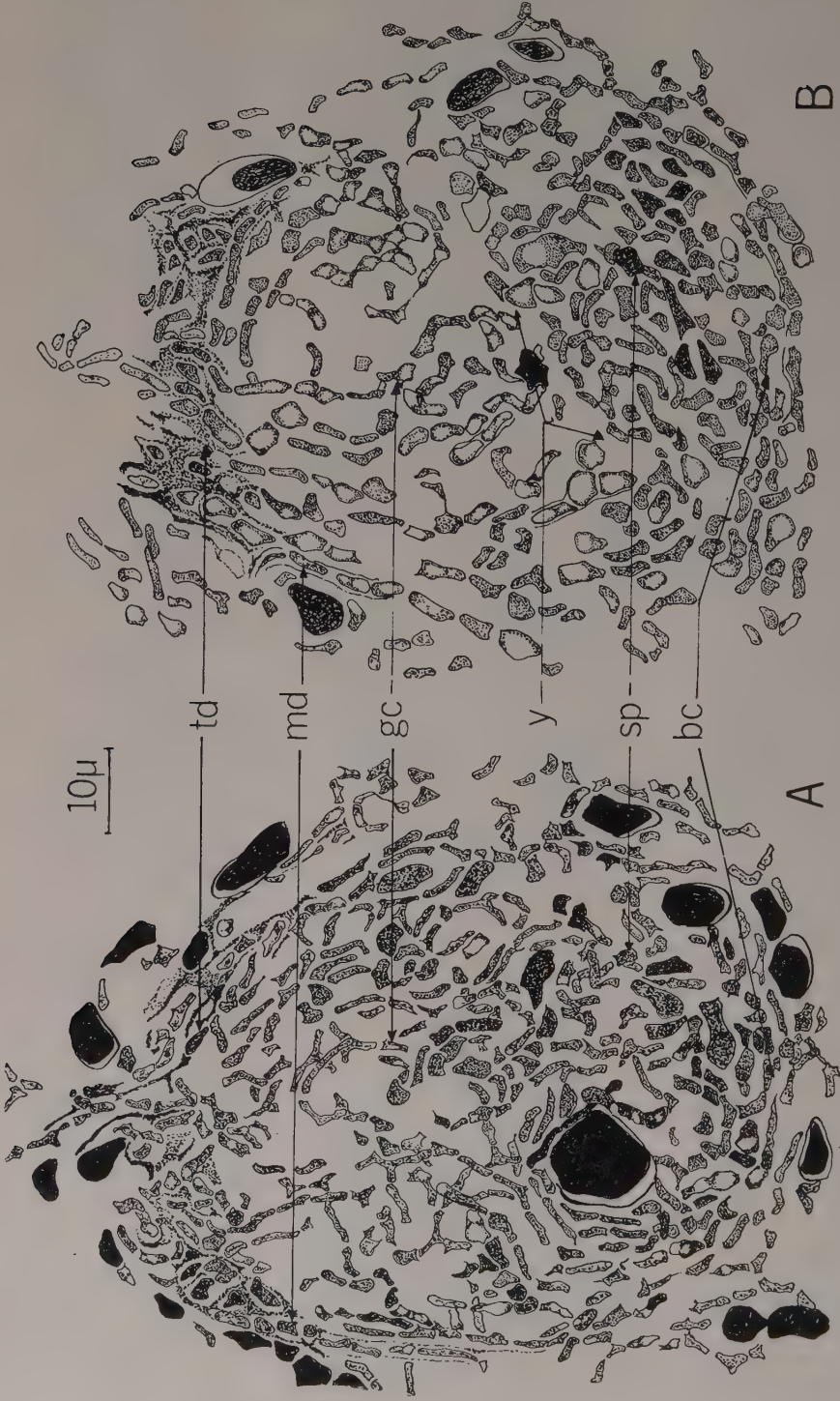


Fig. 60. — *Arthopyrenia sublitoralis* (Leight.) Arn.

STADE V : *Régression de l'appareil ascogonial et suite de la différenciation du capuchon apical* (Fig. 59, B).

Ce stade est marqué par :

1) la *régression de l'appareil ascogonial* : pelotons et trichogynes ont disparu. On doit cependant penser que subsiste au moins une cellule ascogoniale, dont dérivera ensuite l'appareil sporophytique, mais nous n'avons pas pu la distinguer ;

2) le dépôt d'un *pigment brun* sur les parois épaissies des cellules du *capuchon* (*td*).

On remarquera que l'ébauche représentée au stade V (Fig. B) est plus petite que celle de la figure A, qui n'est pourtant qu'au stade IV. Cela témoigne de variations individuelles, peut-être liées à des facteurs trophiques ou mécaniques.

STADE VI : *Evolution du carpocentre, formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire et développement de l'appareil sporophytique* (Fig. 60, A et B).

Au stade VI se produisent les transformations suivantes :

1) Dans le *carpocentre*, au-dessus des hyphes horizontales de la base (*bc*), le plexus carpocentral se subdivise en deux parties superposées.

La partie *inférieure* demeure d'abord plus ou moins palissadique (Fig. A), puis elle se désorganise, ses hyphes se disposent en couches obliques ou presque horizontales (Fig. B) ; elles forment avec les hyphes carpocentrales plus profondes, déjà disposées horizontalement, une sorte de dôme, qui représente l'ensemble d'un *appareil sous-hyménial*.

La partie *supérieure* constitue un *appareil paraphysoïde* (*gc*). Celui-ci se compose d'hyphes qui, au début, ont même aspect que celles de la partie inférieure du plexus carpocentral, avec lesquelles elles sont en continuité, mais sont anastomosées entre elles et disposées en un réseau assez lâche (Fig. A). Plus tard (Fig. B), l'appareil paraphysoïde (*gc*) se sépare de l'appareil sous-hyménial (*bc*), par une *rupture* qui se produit à sa base (*y*) ; en outre ses cellules se dilatent et se vacuolisent.

2) Dans la partie inférieure du carpocentre se développe l'*appareil sporophytique* (*sp*), formé de cellules fortement sidérophiles, dont l'arrangement et les relations avec les cellules de l'appareil ascogonial, qui les a produites, n'ont pu être précisées.

FIGURE 60. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia sublitoralis*.
A et B : stade VI, évolution du carpocentre, formation de la partie pleurale de l'enveloppe secondaire et développement de l'appareil sporophytique.
bc : partie basale du carpocentre ; *gc* : appareil paraphysoïde ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *sp* : élément de l'appareil sporophytique ; *td* : partie tectale de l'enveloppe secondaire ; *y* : niveau de rupture des filaments paraphysoïdes.

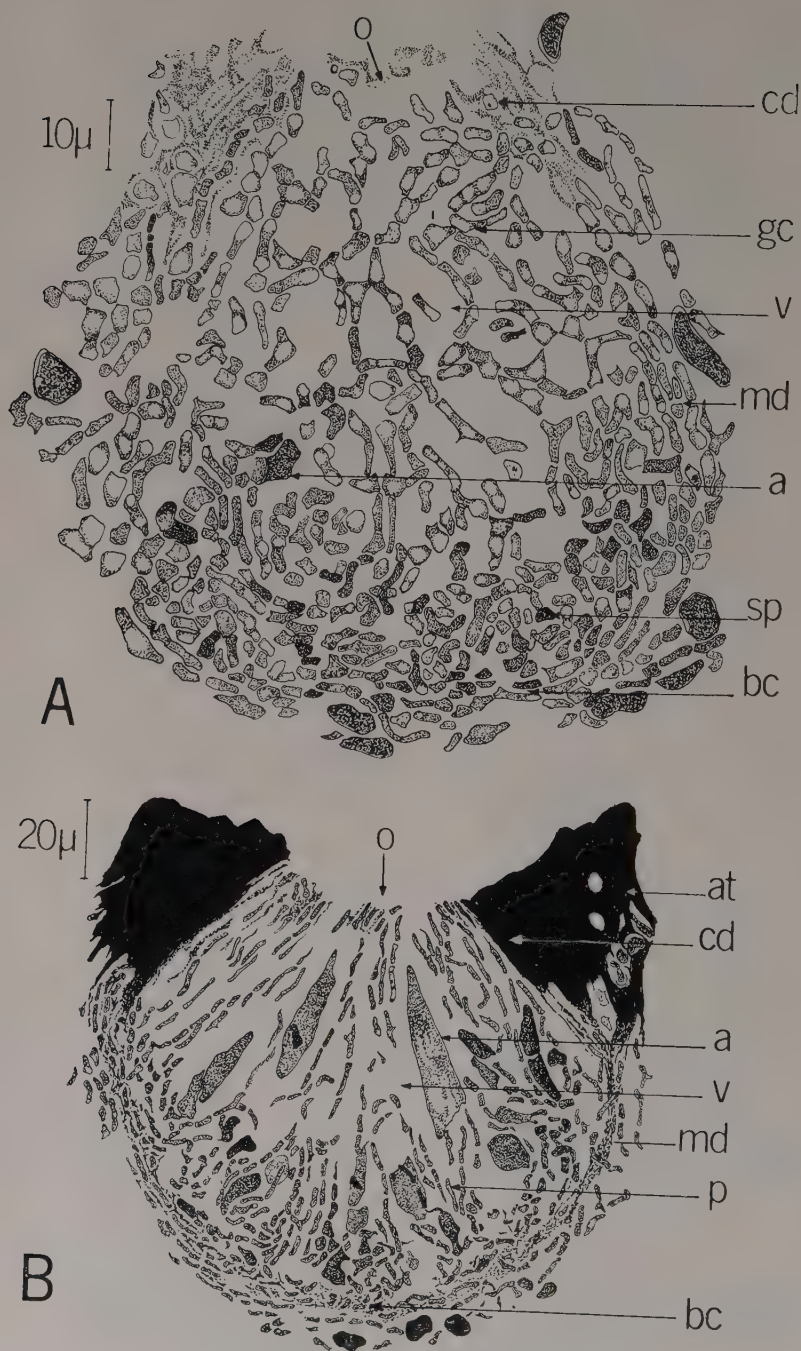


Fig. 61. — *Arthopyrenia sublitoralis* (Leight.) Arn.

3) Le *capuchon* apical s'est développé, d'une part en direction *radiale*, d'autre part *vers le bas*. Il constitue la *partie tectale* de l'*enveloppe secondaire* (*td*), et ses hyphes externes, en s'allongeant, se prolongent autour de la partie supérieure du carpocentre, pour former la *partie pleurale* (*md*) de cette *enveloppe* revêtant ce dernier. On notera particulièrement le développement *basipète* de l'*enveloppe* secondaire ainsi formée.

STADE VII : *Extension de l'appareil paraphysöide, formation de l'ostiole* (Fig. 61, A).

Au cours du stade VII, l'*appareil paraphysöide* (*gc*) continue à se développer, et c'est lui qui occupe la plus grande partie de la *cavité périthéciale* en formation. L'*appareil* sous-hyménial (*bc*), au contraire, tend à se réduire ; il forme un disque épais et dense, faiblement concave, qui constitue le plancher de la cavité (*v*). Dans ce disque se développe l'*appareil sporophytique* (*sp*), sur lequel, dans la Fig. A, un jeune asque (*a*) est déjà visible. Comme au stade précédent, il y a discontinuité entre l'*appareil paraphysöide* et l'*appareil* sous-hyménial.

Dans l'*enveloppe secondaire*, la *partie tectale*, dérivée du capuchon apical, s'est rompue axialement, sans doute sous l'effet de la pression exercée par le développement, en direction radiale, de l'*appareil paraphysöide*. Cette rupture entraîne la formation d'un orifice circulaire, qui est l'*ostiole* (*o*) du jeune périthèce. Par celui-ci la cavité périthéciale communique directement avec l'extérieur, sans présenter de rétrécissement analogue à un col. Autour de ce pore, les restes du capuchon apical forment une *couronne* (*cd*) d'hyphes divergeant vers le haut. Vers le bas, cette couronne est prolongée par un *manchon* (*md*) d'hyphes parallèles, plus épais et plus long qu'au stade précédent. Dans la couronne et la partie supérieure du manchon, les parois cellulaires sont chargées d'un pigment brun. La base de l'*enveloppe* secondaire s'appuie sur les bords du disque sous-hyménial, qui prend davantage la forme d'une coupe, mais il n'est guère possible de délimiter avec précision chacune de ces formations.

Malgré la formation d'un ostiole, il n'y a *pas d'appareil ostiolaire différencié*.

STADE VIII : *Passage à l'état adulte* (Fig. 61, B et Fig. 62, A et B).

A l'état adulte, le périthèce demeure le plus souvent entièrement inclus dans le thalle, à la surface duquel s'ouvre son *ostiole* (*o*), large de 30 μ environ.

FIGURE 61. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia sublitoralis*.

A : stade VII, extension de l'appareil paraphysöide, formation de l'ostiole.

B : stade VIII, passage à l'état adulte.

a : asque ; *at* : involucre thallin ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *cd* : couronne de l'*enveloppe* secondaire ; *gc* : appareil paraphysöide ; *md* : partie pleurale de l'*enveloppe* secondaire ; *o* : ostiole ; *p* : paraphyse ; *sp* : élément de l'*appareil* sporophytique ; *v* : cavité périthéciale.

La cavité périthéciale (*v*), en forme d'ellipsoïde aplati, mesure 100 à 120 μ selon son grand axe, parallèle à la surface du thalle, et 70 à 90 μ selon l'axe perpendiculaire. Elle est remplie par un *hyménium*,

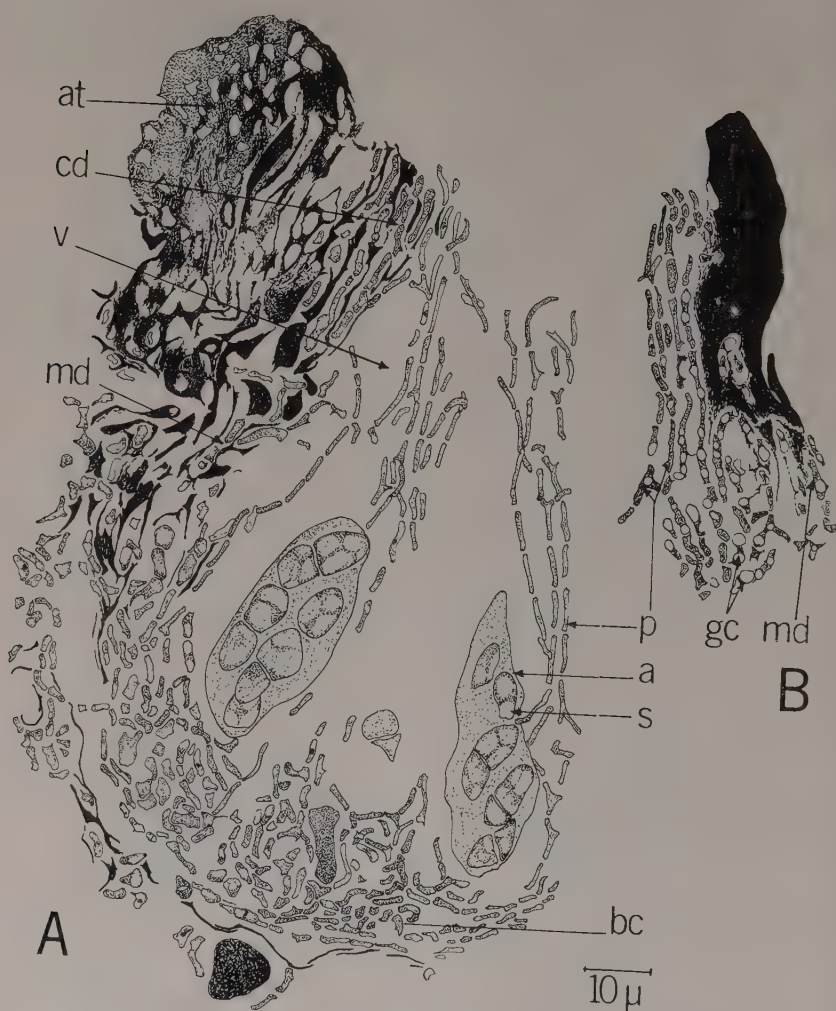


FIGURE 62. — Développement des périthèces de l'*Arthopyrenia sublitoralis*.
A : périthèce adulte et B : détail de la région sommitale.

a : asque ; *at* : involucre thallin ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *cd* : couronne de l'enveloppe secondaire ; *gc* : appareil paraphysoïde ; *md* : partie pleurale de l'enveloppe secondaire ; *p* : paraphyse ; *s* : ascospore ; *v* : cavité périthéciale.

formé d'asques (*a*) et de filaments interascaux (*p*), et entourée par la paroi périthéciale.

Les asques (*a*), produits à l'extrémité des hyphes sporophytiques,

ne sont pas très nombreux ; on les trouve à différents stades de leur développement, ce qui montre que l'appareil sporophytique a une extension intercalaire. Les plus âgés contiennent des *ascospores* (*s*) bicellulaires (Fig. 62, A).

Les *filaments* (*p*) qui accompagnent les asques dans la cavité périthéciale sont de taille très diverse. Quelques-uns sont très longs : leur extrémité atteint l'ostiole. Ils sont formés de cellules longues et étroites, ramifiés et anastomosés entre eux. Leur sommet est libre et arrondi. Ces filaments ont donc une structure très différente de celle du réseau paraphysoïde. De plus leur base, contrairement à celle de ce dernier, est en continuité avec les cellules de l'appareil sous-hyménial (*bc*). Il s'agit donc sans doute d'un système de filaments qui a remplacé l'appareil paraphysoïde et qui est composé de *paraphyses vraies*, produites par l'appareil sous-hyménial, qui serait donc, à ce stade, *paraphysogène*. Comme des paraphyses courtes ou de taille intermédiaire sont intercalées entre les plus longues, cet appareil doit avoir une extension *intercalaire*. Quant à l'appareil paraphysoïde qui, au stade précédent, remplissait la cavité périthéciale, il semble qu'on puisse en retrouver quelques éléments (*gc*), notamment sur la face interne de la paroi périthéciale (Fig. 62, B) ; le reste serait *résorbé*.

La partie basale de la *paroi périthéciale* est formée par la partie inférieure de l'appareil sous-hyménial, qui constitue une *enveloppe carpocentrale*. A la fin, les parois de ses cellules se pigmentent en brun ; cette pigmentation atteint aussi les éléments du thalle sous-jacent. Le reste de la paroi périthéciale dérive de l'*enveloppe secondaire* ; le *manchon* (*md*) et la *couronne* (*cd*) y sont reconnaissables (Fig. 62, A), mais plus fortement brunis que précédemment. De plus, à l'extérieur de la couronne se différencie un *invulcre*, qui représente une *enveloppe thalline* (*at*) réduite à sa partie sommitale. La structure de l'invulcre diffère de celle de la couronne (Fig. 62, A) ; on n'y suit pas de files cellulaires distinctes ; aucune relation de continuité avec le manchon n'apparaît. Ces deux formations semblent donc bien de nature différente. Ensemble elles atteignent une largeur de 30 μ environ.

2. LES ASQUES ET LES ASCOSPORES DE L'*A. sublitoralis*.

1) Les asques (Fig. 63, A à F).

Par ses asques, l'*A. sublitoralis* se rattache franchement au type *bituniqué-nassascé*.

Les *hyphes ascogènes*, à l'extrémité desquelles se forment les asques (*a*) sont, comme chez les autres espèces étudiées, formées de *dangeardies à anse latérale* (*al*) (Fig. A). Leurs cellules sont relativement allongées et étroites, notamment celle qui précède la cellule pro-ascale.

L'asque jeune a la forme d'une massue, avec une base étroite, le plus souvent sinueuse, et une partie supérieure très renflée (Fig. A). Par la suite cette dernière devient cylindrique et son sommet s'aplatit. La base demeure sinueuse ; la courbe supérieure du S qu'elle forme est marquée par un net renflement (Fig. B et C). A la fin, sinuosité et

renflement s'estompent. L'asque mûr (Fig. D) est cylindrique, avec une base étroite, relativement allongée; il mesure de 55 à 75 μ de long et 15 à 18 μ de diamètre.

Le développement de l'asque s'accompagne d'une évolution de sa paroi. Celle-ci s'épaissit, d'abord le long des flancs de l'asque, puis

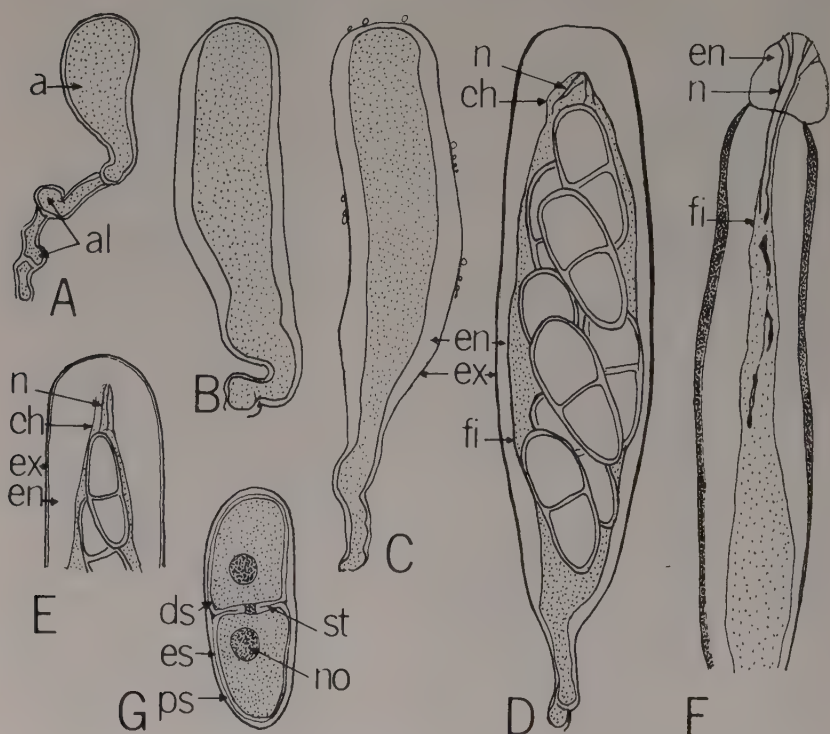


FIGURE 63. — Les asques et les ascospores de l'*Arthopyrenia sublitoralis*.

A : hyphe ascogène et asque jeune (X 1100).

B à D : stades successifs de l'évolution de l'asque ; E : sommet d'asque mûr et F : d'asque déhiscent (X 1100).

G : ascospore (X 1750).

Colorations utilisées : bleu coton (E et G) ; vert Visba (A à D et F).

a : asque ; al : anse latérale ; ch : chambre oculaire ; ds : formation endospore ; en : endoascus ; es : formation épispore ; ex : exoascus ; fi : film interne de la paroi ; n : nasse apicale ; no : noyau ; ps : périspore ; st : septum intercellulaire.

dans son sommet. A maturité, la paroi comporte deux tuniques distinctes : l'exoascus et l'endoascus.

L'exoascus (ex), qui apparaît réfringent dans les préparations colorées au bleu coton (Fig. E) et bleu foncé dans celles traitées par le vert Visba (Fig. D), a une épaisseur régulière tout le long de l'asque, mais il est brusquement aminci au sommet, au niveau de la calotte aplatie.

L'*endoascus* (*en*), incolore, est épaissi dans la moitié supérieure de l'asque, où il forme un *dôme apical à flancs allongés*, progressivement amincis vers le bas. Ce dôme est percé, selon son axe, d'une *chambre oculaire* (*ch*) de forme conique (Fig. D) ou cylindrique (Fig. E), dans laquelle est différenciée une *nasse apicale* (*n*), colorable en bleu par le bleu coton et par le vert Visba, et donc de nature protidique ou callosique. Elle est formée en principe de quatre baguettes rectilignes, réunies entre elles au sommet, ramifiées et anastomosées vers la base.

La face interne de l'*endoascus* est revêtue par un *film* (*fi*) coloré en bleu foncé par le vert Visba.

L'asque mûr s'ouvre selon le mécanisme du « *Jack-in-box* » (Fig. F), comme cela est de règle pour les asques bituniqués. La rupture de l'*exoascus* se produit près du sommet ; elle détache la calotte amincie de l'asque, ce qui détermine la formation d'un large pore. L'*endoascus* et le contenu de l'asque surgissent au dehors ; l'*endoascus* se gonfle d'eau ; la nasse apicale se désorganise et de longs tractus d'épaisseur irrégulière, parfois ramifiés au sommet, apparaissent. A ce moment, la doublure de l'*endoascus* (*fi*) reste bien distincte, mais amincie.

2) Les *ascospores* (Fig. 63, G).

Au nombre de huit par asque, les *ascospores* de l'*A. sublitoralis*, longues de 12 à 20 μ , ont une forme elliptique et se composent de deux cellules inégales : la cellule antérieure, qui a un diamètre de 7 à 8 μ est légèrement plus renflée que l'autre, dont le diamètre ne dépasse pas 6 μ .

Chaque cellule est pourvue d'un noyau (*no*), situé près du septum intercellulaire (*st*), et de plusieurs vacuoles ; un plasmodesme relativement large traverse le septum en son centre.

La *paroi* des *ascospores* est relativement fine et comprend :

- une formation *endosporale* (*ds*), colorée en bleu par le bleu coton et le vert Visba ;
- une formation *épisporale* (*es*), faiblement colorable, à laquelle se rattache le septum intercellulaire ;
- une formation *périsporale* (*ps*), incolore, peu épaisse et faiblement hygrophile.

3. ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DE L'*A. sublitoralis*, ET COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

A — ESSAI D'INTERPRÉTATION DES PÉRITHÈCES DE L'*A. sublitoralis*.

D'après nos observations, le développement des périthèces de l'*A. sublitoralis* peut être résumé de la façon suivante :

1. il commence par le développement d'un *primordium* de type *semi-ascostromatique*. Celui-ci devient piriforme et donne, tout entier, un *carpocentre* pourvu d'une base distincte ;

2. ensuite le plectenchyme carpocentral se subdivise en deux parties : un *appareil sous-hyménial* et un *appareil paraphysöïde*,

séparés par une discontinuité résultant de la rupture des hyphes. L'appareil paraphysoïde est constitué par un *réseau* d'hyphes, qui remplissent la cavité de l'ébauche périthéciale. Au dernier stade, l'appareil sous-hyménial produit des *paraphyses*, qui se substituent à ce réseau ;

3. au cours de ces transformations du carpocentre se forme une *enveloppe secondaire*. Elle apparaît sous forme d'un *capuchon d'hyphes thallines*, qui coiffe le carpocentre ; ensuite ces hyphes se différencient et se développent *vers le bas* pour donner la partie *pleurale* de l'enveloppe secondaire. Sa partie basale ne se forme pas ;

4. de la sorte, le périthèce adulte comprend une *cavité*, remplie de paraphyses et d'asques, et entourée par une *paroi*. Cette dernière est *hétérogène* et comprend une partie *basale*, dérivée de la partie sous-hyméniale du *carpocentre*, une partie *pleurale*, qui représente une enveloppe *secondaire* et une partie *sommitale*, composée de la couronne qui forme le sommet de l'enveloppe *secondaire*, doublée à l'extérieur par un *involucre thallin*. Cette couronne et cet involucre entourent un *ostiole*, mais il n'y a pas d'appareil *ostiolaire différencié*.

B — COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ASCOCARPES.

1) *Le primordium.*

De type semi-ascostromatique, le primordium de l'*A. sublitoralis* est comparable à celui des autres Pyrénolichens étudiés, à l'exclusion de l'*Arthopyrenia fallax* et de l'*A. submicans*.

Contrairement à celui de l'*A. conoidea*, il n'est pas délimité par une enveloppe thalline.

2) *Le carpocentre.*

1. Dérivé de la *totalité* du primordium, le carpocentre de l'*A. sublitoralis* est comparable à celui des *Verrucaria* étudiés plus haut ou du *Dermatocarpon miniatum*. Comme chez ces derniers, il est dépourvu d'enveloppe primaire ; il en est de même de celui de l'*A. conoidea*, mais ce dernier ne représente que la partie inférieure du primordium.

2. Comme cela semble de règle chez les Pyrénolichens, le carpocentre de l'*A. sublitoralis* est *piriforme*, et pourvu d'une pointe apicale.

3. Au cours du développement de l'ébauche périthéciale, il donne un *appareil sous-hyménial paraphysogène* et un *appareil paraphysoïde*. A ce sujet on remarquera que :

a) la subdivision du carpocentre en *deux* parties se produit aussi, d'une part chez deux autres Pyrénolichens : le *Pyrenula nitida* et le *Porina*, d'autre part chez la plupart des Discomycètes inoperculés et chez les Lécanorales.

Toutefois chez le *P. nitida* et, plus encore, le *Porina*, l'appareil paraphysoïde n'est pas aussi développé que chez l'*A. sublitoralis* et il est moins différencié par rapport au plexus carpocentral.

Chez les Discomycètes inoperculés, le « complexe » paraphysoïde (BELLEMÈRE, 1967) peut aussi conserver une texture plexiforme ; chez certaines espèces s'individualisent cependant des filaments paraphy-

soïdes verticaux ; chez les Lécánorales par contre, existe un réseau, comparable à celui de l'*A. sublitoralis* (LETROUIT-GALINOU, 1966) ;

b) la rupture des hyphes de l'appareil paraphysoïde, dans leur région proximale, a déjà été observée chez le *Verrucaria confluens*, mais chez cette espèce cet appareil ne constitue pas un réseau net. Chez les Discomycètes inoperculés, par contre, les filaments paraphysoïdes sont rompus près de leur sommet ;

c) l'absence d'un appareil sus-hyménial a déjà été mentionnée chez le *Dermatocarpon miniatum*, le *Pyrenula nitida*, le *Porina* et l'*A. conoidea* ; elle semble aller de pair, d'une part avec l'absence de filaments descendants comparables à des pseudo-paraphyses, d'autre part avec celle de la formation interne de l'appareil ostiolaire.

4. Le carpocentre de l'*A. sublitoralis* est dépourvu d'une zone de croissance marginale différenciée, analogue à celle du *Pyrenula nitida* et pouvant rappeler la péribase des Lécánorales.

Ainsi, pour ce qui concerne l'évolution de son carpocentre, l'*A. sublitoralis* apparaît relativement proche du *Pyrenula nitida* ou du *Porina*, mais il est remarquable par le développement important de l'appareil paraphysoïde et la différenciation de celui-ci en un réseau, qui remplit transitoirement la cavité périthéciale ; par ces caractères il s'apparente à celui des apothécies des Lécánorales.

3) La paroi périthéciale.

a) Composition.

La paroi du périthèce de l'*A. sublitoralis* est hétérogène ; elle comporte plusieurs parties d'origine différente, à savoir :

- une partie basale, d'origine carpocentrale,
- une partie pleurale, de type secondaire,
- une partie tectale, comportant une couronne interne de type secondaire et un involucre externe directement dérivé du thalle.

Chez les autres Pyrénolichens étudiés dans le présent Mémoire, la paroi périthéciale est fréquemment hétérogène, mais avec une composition variable. Seule celle du *Verrucaria cazzae* se compose des mêmes éléments que celle de l'*A. sublitoralis* ; toutefois chez ce *Verrucaria*, c'est la partie basale qui est d'origine thalline et la partie pleurale interne d'origine carpocentrale.

b) L'enveloppe secondaire.

1. Par son développement basipète, débutant sur le sommet du carpocentre, l'enveloppe secondaire de l'*A. sublitoralis* rappelle celles du *V. cazzae* et de l'*A. conoidea*. La ressemblance avec le *V. cazzae* est particulièrement nette, car dans les deux cas cette enveloppe demeure incomplète et n'englobe pas la base de l'ébauche ; elle est au contraire complète chez l'*A. conoidea*. Cependant les enveloppes secondaires du *V. cazzae* et de l'*A. sublitoralis* ont une structure différente : celle du *Verrucaria* forme un involucre plectenchymateux, alors que celle de l'*A. sublitoralis* se compose d'un manchon et d'une couronne de filaments distincts.

2. Comme chez le *V. cazzae* et l'*A. conoidea*, l'absence d'une croissance acropète va de pair avec celle de la formation intermédiaire de l'appareil ostiolaire. De la sorte l'*A. conoidea* et l'*A. sublitoralis* sont totalement dépourvus d'appareil ostiolaire, à la façon des apothécies des Discomycètes.

3. L'enveloppe secondaire de l'*A. sublitoralis* s'ébauche à partir d'éléments *thallins*, comme celle du *Dermatocarpon miniatum*. Chez l'*A. conoidea*, elle ne dérive pas directement du thalle, mais de la partie supérieure du primordium ; celle-ci a une structure thalline, mais elle est comprise à l'intérieur de l'enveloppe thalline du primordium.

4. Par son mode de développement et sa structure, l'enveloppe secondaire de l'*A. sublitoralis* est comparable au *manchon parathécioïde* des Discomycètes inoperculés. La couronne sommitale peut rappeler une couronne parathéciale, mais il n'y a ni revêtement amphithécioïde, ni paraphyses sur le manchon, et pas de parathécium véritable.

Elle ne présente par contre avec l'ascothécie des Ascohyméniaux que de vagues ressemblances, relatives, par exemple, à sa position par rapport au carpocentre, sa différenciation, qui succède à celle de ce dernier, et sa fonction dans le périthèce adulte.

c) *L'enveloppe thalline.*

Réduite à sa partie sommitale, qui forme un involucre autour de la moitié supérieure du périthèce, l'enveloppe thalline de l'*A. sublitoralis* est comparable à celle du *Verrucaria confluens*, mais cette dernière commence à se différencier beaucoup plus tôt et son développement est plus important.

Comme on l'a déjà remarqué à propos de l'*A. conoidea*, la présence d'une enveloppe thalline, même très incomplète, semble aller de pair avec l'absence d'enveloppe primaire.

d) *La partie carpocentrale de la paroi périthéciale.*

Chez les trois *Verrucaria* que nous avons étudiés, l'absence d'enveloppe primaire, secondaire ou thalline est compensée par la transformation de la partie périphérique du carpocentre en ce qu'on peut appeler une enveloppe carpocentrale. Cette enveloppe entoure complètement la cavité périthéciale. Chez l'*A. sublitoralis*, aucune autre enveloppe n'entourant la base du périthèce, c'est aux dépens de l'appareil sous-hyménial que se forme la partie basale de la paroi périthéciale, qui est donc d'origine carpocentrale, comme cette paroi tout entière chez les *Verrucaria*.

Par ailleurs, la pigmentation des parois des éléments thallins situés au-dessous du périthèce adulte peut indiquer que cette région tend à s'ajouter, elle aussi, au périthèce, pour constituer la partie *basale* d'une enveloppe thalline. Mais cette partie basale ne se forme pas complètement.

EN CONCLUSION, on retiendra que l'ascarpe de l'*A. sublitoralis* est, comme celui de l'*A. conoidea*, *dépourvu d'appareil ostiolaire* : de ce

fait, ce n'est pas un périthèce typique et il peut s'apparenter à une apothécie, mais qui ne s'ouvrirait que par un pore. Son carpocentre rappelle, par son évolution, le cas des Lécanorales, et cela plus nettement que celui de l'*A. conoidea*. La paroi, quant à elle, semble de nature différente : tout au plus sa partie secondaire forme-t-elle une sorte de manchon parathécioïde, quelque peu comparable à celui des Discomycètes inoperculés, mais rudimentaire. Enfin ses asques sont du type *bitunique-nassascé* ; il en est de même pour ceux de l'*A. conoidea* ; parmi les Discomycètes, ce type n'est connu que chez un petit nombre d'espèces : les *Patellaria* et leurs alliés.

Ces conclusions sont en désaccord avec l'opinion selon laquelle le constituant fungique de l'*A. sublitoralis* = *A. litoralis* auct. serait un *Didymella* = le *D. conchae* Bonar = *D. balani* (Winter) J. Feldmann. En effet, les *Didymella* sont bien des Bituniqués, comme l'*A. sublitoralis*, mais ce sont aussi des Pyrénomycètes ascoloculaires, à pseudo-paraphyses, tandis que l'*A. sublitoralis* a des paraphyses vraies et se rapproche plutôt, par les caractères de ses ascocarpes, des Discomycètes bituniqués.

CHAPITRE V

RÉSULTATS DES TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR L'ONTOGÉNIE
DES PÉRITHÈCES DES PYRÉNOLICHENS ET LA STRUCTURE
DE LEURS ASQUES

I. — DONNEES ONTOGENIQUES.

Ainsi que nous l'avons dit dans notre Introduction, le travail le plus important dans ce domaine a été celui de DOPPELBAUR (1959), qui a porté sur cinq espèces de Verrucariacées endolithiques : le *Protobagliettoa parmigera* Serv., l'*Amphoridium calcisedum* Serv., le *Thelidium immersum* Mudd, le *Verrucaria dufourii* DC. et le *Staurothele meylanii* B. de Lesd. Nous analyserons ce travail et tenterons d'interpréter les figures semi-schématiques et les photographies qui l'illustrent, en utilisant les notions et la terminologie définies au début de ce Mémoire et utilisées dans nos chapitres II à IV. Dans ces conditions, en l'absence d'observations personnelles, il est bien évident que certaines de nos interprétations seront très hypothétiques et discutables.

1. REMARQUES GENERALES.

Nous essaierons tout d'abord de situer les espèces étudiées par DOPPELBAUR par rapport à celles que nous avons personnellement étudiées. Pour cela les trois remarques suivantes peuvent être retenues :

1. Chez les cinq espèces étudiées par DOPPELBAUR, le primordium semble être de type *semi-ascostromatique* ;
2. Ces cinq espèces ont un périthèce morphologiquement typique, avec un *appareil ostiolaire* différencié ;
3. Dans ces périthèces, la partie supérieure de la cavité périthéciale et le canal ostiolaire sont garnis de courts filaments, qui sont des *pseudo-paraphyses à croissance réduite* et des *périphyses*.

Ces remarques nous conduisent à rapprocher ces Verrucariacées des espèces étudiées dans le chapitre II, c'est-à-dire le *Verrucaria controversa*, le *V. confluens* et le *V. cazzae*, qui présentent ces mêmes caractéristiques.

En outre nous pourrions distinguer : 1. des espèces pourvues *seulement* de pseudo-paraphyses et de périphyses (comme le *V. confluens* et le *V. cazzae*) : ce sont le *Protobagliettoa parmigera*, le *Verrucaria dufourii* et le *Staurothele meylanii* ; 2. des espèces pourvues à la fois de pseudo-paraphyses, de périphyses et de paraphyses vraies (comme le *V. controversa*) : ce sont l'*Amphoridium calcisedum* et le *Thelidium immersum*. Nous examinerons successivement ces cinq espèces.

2. L'ONTOGENIE DES PERITHECES DU *PROTOBAGLIETTOA* *PARMIGERA* SERV. (= *VERRUCARIA* *PARMIGERA* ST.) (Fig. 64, A).

D'après les schémas de DOPPELBAUR, le développement et l'organisation des périthèces de ce Lichen semblent pouvoir être décrits de la façon suivante :

— Ce développement débute par la différenciation, dans le thalle, d'un *primordium* de type *semi-ascostromatique* ;

— Ce *primordium* donne ensuite un *carpocentre* et une *enveloppe primaire* entourant complètement celui-ci ; l'ébauche périthéciale est donc constituée comme celle du *Pyrenula nitida* et du *Porina*, et elle rappelle aussi l'ébauche apothéciale des Lécánorales ;

— Le *carpocentre* devient *piriforme*, avec une *pointe apicale* filamenteuse, puis il se subdivise en trois parties superposées. La partie supérieure constitue un *appareil sus-hyménial*, qui produit les pseudo-paraphyses de la cavité périthéciale, l'appareil ostiolaire et les périphyces de cet appareil. La partie moyenne prend plus ou moins l'allure d'un *appareil paraphysoïde*, puis disparaît. La partie inférieure donne un *appareil sous-hyménial*, non paraphysogène ;

— La *paroi périthéciale* comporte deux parties emboîtées :

a) une partie *externe* (*f*), qui est l'enveloppe primaire, accrue, du moins dans sa partie basale, d'éléments thallins, comme celle du *Pyrenula nitida* ;

b) une *partie interne* (*ec*), dérivée de la périphérie du carpocentre. Celle-ci est analogue à l'enveloppe carpocentrale des *V. controversa*, *confluens* et *cazzae*. Elle constitue une sorte de « pseudo-pyrénosphère », comparable à celle du *Venturia myrtilli*, Pyrénomycète ascoloculaire dont l'ébauche périthéciale se réduit à un carpocentre sans enveloppe, aux dépens duquel se différencient une enveloppe carpocentrale ou « pseudo-pyrénosphère » et une garniture périloculaire (= cloche sus-hyméniale + ménisque sous-hyménial) entourant la locule à asques (PARGUEY-LEDUC, 1966-67). Dans le périthèce sub-adulte, elle prend l'allure d'un manchon de filaments parallèles, terminé au sommet par une couronne de filaments divergents ; cette dernière est mieux développée que chez les *Verrucaria* cités plus haut, mais elle s'estompe à la fin. Cette formation peut rappeler, par sa structure, l'appareil parathécial des Discomycètes, mais elle n'en est pas l'homologue, puisqu'elle appartient au carpocentre ;

— L'*appareil ostiolaire* du *Protobagliettoa* comporte seulement la formation dite « *interne* » de cet appareil, qui dérive du sommet du carpocentre.

De la sorte le *Protobagliettoa parmigera* rappelle les *Verrucaria* étudiés par l'évolution de son carpocentre, qui constitue à la fin une garniture périloculaire et une enveloppe carpocentrale. Mais il s'en distingue par l'existence d'une enveloppe primaire. La présence de cette enveloppe, ainsi que l'existence d'un appareil paraphysoïde, en réalité encore peu différencié par rapport au plexus carpocentral, font penser au *Pyrenula nitida* et au *Porina*, ainsi qu'aux Lécánorales,

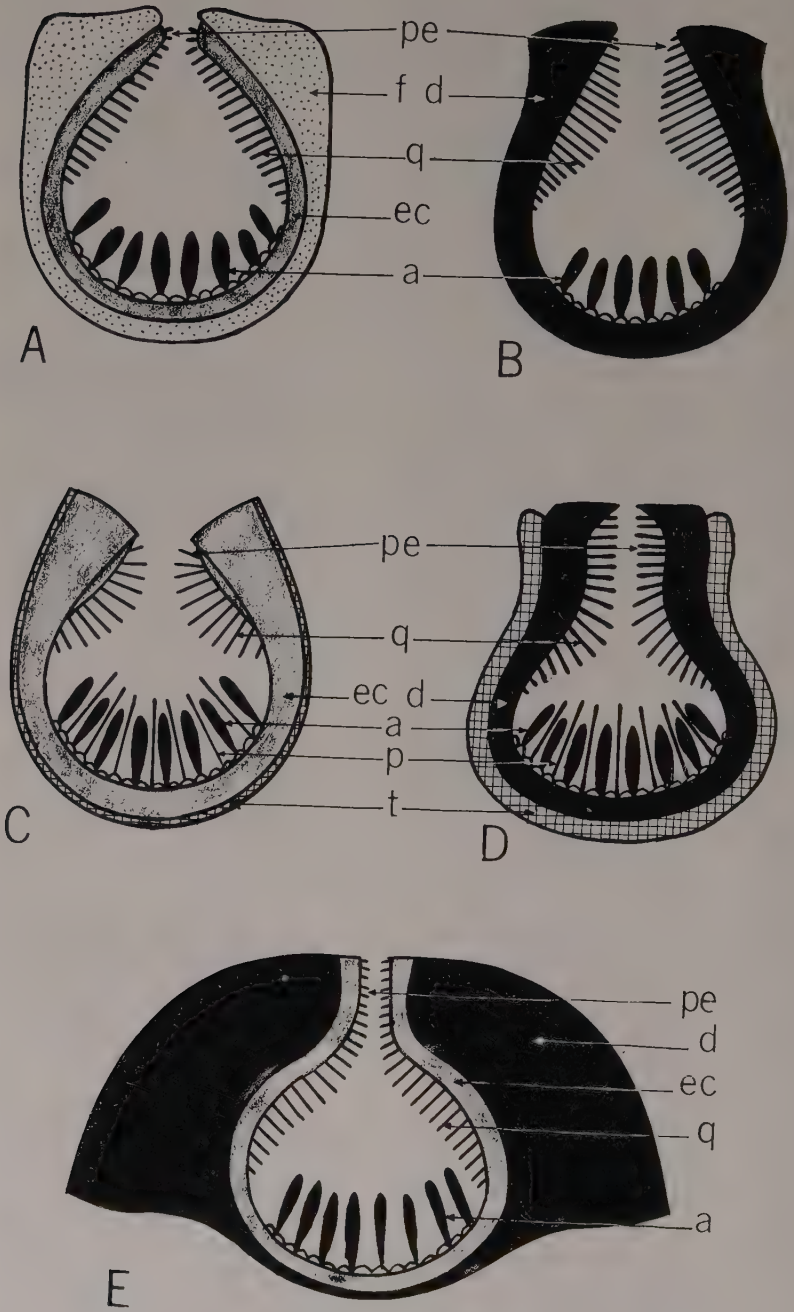


Fig. 64. — Périthèces de Verrucariacées.

mais chez ces Lichens la partie sus-hyméniale du carpocentre est supprimée, l'appareil sous-hyménial est paraphysogène et une formation secondaire se développe sur la marge du carpocentre.

3. L'ONTOGENIE DES PERITHECES DU *VERRUCARIA DUFOURII* DC. (Fig. 64, E).

D'après les dessins semi-schématiques et les photographies de DOPPELBAUR, il semble que les périthèces de ce Lichen soient très proches, par leur développement et leur organisation, de ceux du *Verrucaria cazzae*. En effet :

— Le *carpocentre*, dans l'ébauche périthéciale du *V. dufourii*, semble produit par la *totalité* du primordium (celui-ci n'a pas été figuré), de sorte qu'il n'est pas entouré par une enveloppe primaire ; il en est de même chez le *V. cazzae* ;

— Ce *carpocentre* devient *piriforme*, puis il s'organise pour former une garniture périloculaire, composée d'un *appareil sous-hyménial*, en forme de coupe et non paraphysogène, et d'un *appareil sus-hyménial*, producteur de pseudo-paraphyses, d'un appareil ostiolaire et des périphyse de celui-ci. A la fin, l'appareil sus-hyménial prend l'allure d'un *manchon* de filaments parallèles, terminé au sommet par une *couronne* de filaments divergents ; cette dernière n'existe pas chez le *V. cazzae* ;

— Sur le sommet du carpocentre se développe un *faisceau de filaments*, comparable à celui du *V. cazzae*. Il produit ensuite une *enveloppe secondaire* complète, à développement basipète. Nous ne pouvons toutefois dire avec certitude si la partie basale de cette enveloppe est effectivement secondaire, ou directement produite par le thalle, comme chez le *V. cazzae* ;

— La *paroi* périthéciale comporte deux parties emboîtées : a) une partie *externe* (*d*), qui est l'enveloppe secondaire, très largement développée autour de la partie supérieure et des flancs du périthèce ; autour de sa base elle est peut-être remplacée, comme chez le *V. cazzae*, par une formation thalline ; b) une partie interne (*ec*) qui est une enveloppe carpocentrale ;

— L'*appareil ostiolaire* comporte seulement la formation dite « *interne* », dépendant du carpocentre.

FIGURE 64. — Schémas de périthèces de Verrucariacées (d'après des figures de DOPPELBAUR).

A : *Protobagiettoa parmigera* (= *Verrucaria parmigera*).

B : *Staurothele meylanii*.

C : *Thelidium immersum* (= *Verrucaria immersa*).

D : *Amphoridium calcisedum* (= *Verrucaria calciseda*).

E : *Verrucaria dufourii*.

a : asque ; *d* : enveloppe secondaire ; *ec* : enveloppe carpocentrale ; *f* : enveloppe primaire ; *p* : paraphyse ; *pe* : périphyse ; *q* : pseudo-paraphyse ; *t* : enveloppe thalline.

4 L'ONTOGENIE DES PERITHECES DU *STAUROTHELE MEYLANII* B. DE LESD. (Fig. 64, B).

En ce qui concerne ce Lichen, les dessins de DOPPELBAUR sont peu nombreux et les stades successifs du développement difficiles à suivre. Il semble que le primordium, de type semi-ascotromatique, donne un *carpocentre dépourvu d'enveloppe primaire*, et que celui-ci s'entoure d'une *enveloppe secondaire*, mais il n'est pas possible de préciser l'origine et le mode de formation de cette enveloppe. Seuls sa structure prosenchymateuse et le fait qu'elle se forme après le carpocentre permettent de l'interpréter comme une enveloppe secondaire.

Du carpocentre dérivent un *appareil sus-hyménial*, garni de pseudo-paraphyses et de périphyces, et un *appareil sous-hyménial* non paraphysogène.

La *paroi périthéciale* est formée par l'enveloppe secondaire (*d*) seule. Sur ce point, le *Staurothele meylanii* peut rappeler le *Dermatocarpon miniatum*, mais contrairement à ce qui se passe chez celui-ci, la partie supérieure de cette enveloppe ne semble pas participer à la formation de l'appareil ostiolaire. Cet appareil dérive entièrement de la partie sus-hyméniale du carpocentre. Chez le *Dermatocarpon*, par contre, l'évolution du carpocentre est différente ; son sommet disparaît sans former un appareil sus-hyménial distinct.

5. L'ONTOGENIE DES PERITHECES DU *THELIDIUM IMMERSUM* MUDD (= *VERRUCARIA IMMERSA* LEIGHT.) (Fig. 64, C).

Le travail de DOPPELBAUR semble montrer que le périthèce de ce Lichen présente les particularités ontogéniques suivantes :

— Son *primordium*, de type semi-ascotromatique, donne *tout entier* le carpocentre de l'ébauche périthéciale ; il n'y a pas d'*enveloppe primaire* ;

— Ce carpocentre, qui est ovoïde et dépourvu d'une pointe apicale nette, se subdivise en un *appareil sous-hyménial*, producteur de quelques *paraphyses* (*p*) grêles, et un *appareil sus-hyménial*, garni de *pseudo-paraphyses* (*q*) et producteur de l'*appareil ostiolaire* et de ses *périphyces* (*pe*). Sa périphérie forme la *couche interne* de la paroi périthéciale, qui a donc la valeur d'une *enveloppe carpocentrale* (*ec*). Cette enveloppe entoure les appareils sus- et sous-hyménial. Elle est composée de filaments sub-parallèles, qui divergent au sommet en donnant une couronne. On a déjà vu qu'une structure de ce type était quasi-générale pour l'enveloppe carpocentrale, quand celle-ci existe dans le périthèce adulte, mais ici elle se différencie dès les premiers stades, au lieu que ce soit après la garniture périloculaire (appareils sus- et sous-hyménial) ;

— La *couche externe* de la paroi périthéciale, qui double extérieurement l'enveloppe carpocentrale, est une enveloppe *thalline* (*t*), mince. Elle commence à se former à un stade relativement avancé du développement. Il n'y a pas d'*enveloppe secondaire* ;

— L'*appareil ostiolaire* comporte seulement la formation dite « *interne* », dérivée du sommet du carpocentre.

De la sorte, le périthèce du *Thelidium immersum* est organisé, au stade adulte, comme celui du *V. controversa*, dont il ne diffère que par la présence d'une enveloppe thalline, d'ailleurs rudimentaire. Chez ces deux Pyrénolichens, de plus, le carpocentre, contrairement à celui des autres espèces, ne devient pas piriforme.

6. L'ONTOGENIE DES PERITHECES DE L'AMPHORIDIUM CALCISEDUM SERV. (= *VERRUCARIA CALCISEDA* DC.) (Fig. 64, D).

Chez cette espèce, le primordium, qui n'a pas été figuré, est probablement du type semi-ascostromatique ; il donne *tout entier* le carpocentre. Celui-ci est donc dépourvu d'enveloppe primaire, mais il s'entoure d'une *enveloppe secondaire* (*d*), dont la partie tectale apparaît la première, sous la forme d'une *couronne* de filaments, largement épanouie vers l'extérieur et à développement basipète.

Le carpocentre devient *piriforme* et se subdivise en un *appareil sus-hyménial*, porteur de pseudo-paraphyses (*q*) et de périphyses (*pe*), et un *appareil sous-hyménial paraphysogène*.

L'enveloppe secondaire entoure complètement le carpocentre. Elle constitue la partie *interne* de la paroi périthéciale, dont la partie *externe* est une enveloppe *thalline* (*t*), qui ne se forme qu'après l'enveloppe secondaire mais la revêt tout entière.

L'*appareil ostiolaire* comporte la formation « *interne* », dérivée du carpocentre, à laquelle s'ajoutent peut-être les filaments internes de la couronne secondaire, constituant une formation de type « *intermédiaire* » rudimentaire.

En conclusion, on peut remarquer que l'*A. calcisedum* ressemble aux autres Verrucariacées étudiées par DOPPELBAUR par l'évolution de son carpocentre, mais en diffère par la composition de la paroi périthéciale, laquelle en réalité varie pour chaque espèce.

Plus précisément, chez les cinq Verrucariacées dont il a été question dans ce chapitre, le carpocentre donne une garniture périloculaire dont la *partie sus-hyméniale présente une organisation constante* : elle produit un système de filaments descendants constituant les pseudo-paraphyses qui garnissent le sommet de la cavité périthéciale, la totalité ou la quasi-totalité de l'appareil ostiolaire, et les périphyses bordant le canal ostiolaire. Cette organisation se retrouve chez les trois *Verrucaria* que nous avons personnellement étudiés. Nous verrons dans le prochain chapitre quelles conclusions on peut tirer de cette remarque.

Quant à la *paroi* du périthèce de l'*A. calcisedum*, composée d'une enveloppe secondaire et d'une enveloppe thalline, elle est en cela identique à celle de l'*Arthopyrenia conoidea*. Chez ces deux Lichens, l'enveloppe secondaire débute sous la forme d'une couronne tectale. Mais l'enveloppe thalline de l'*A. conoidea* est plus précoce que celle de l'*A. calcisedum* ; elle délimite en effet le primordium avant même la différenciation du carpocentre. D'autre part ce dernier évolue d'une façon très différente dans les deux cas.

II. — DONNEES SUR LES ASQUES DES PYRENOLICHENS.

En ce qui concerne les asques des Pyrénolichens, on dispose surtout des travaux synthétiques de CHADEFAUD (1960) et de VEZDA (1968) et de données éparses de divers autres auteurs.

Se basant sur ses propres observations et celles de MAGNE (1946) et GALINOU (1956), CHADEFAUD (1960) considère que les asques des Pyrénolichens sont, pour la plupart, du type *bitunique-nassascé* ; seules les *Trypéthéliacées* (genres *Trypethelium* et *Laurera*) sont du type *unitunique-annellascé*.

Selon d'autres auteurs, le type bitunique est bien celui des Arthopyréniacées et des Mycoporacées (RICHARDSON et MORGAN-JONES, 1964), des *Microglæna* (MORGAN-JONES et SWINSCOW, 1965) et du *Pyrenula nitida* (SWINSCOW, 1966), mais les *Verrucaria*, *Porina* et *Polyblastia* seraient au contraire, selon MORGAN-JONES et SWINSCOW (1965) des Unituniqués.

Pour sa part VEZDA (1968) distingue aussi des Bituniqués et des Unituniqués, mais la distribution des espèces dans ces deux catégories n'est pas la même que celle admise par CHADEFAUD ; de plus, contrairement à celui-ci, VEZDA distingue, parmi les Bituniqués, le type nassascé et le type annellascé. Ces différences pourraient s'expliquer par une acception différente des termes « nasse » et « anneau ». En examinant les dessins de VEZDA, il nous a semblé en effet que, pour lui, les asques sont du type « nassascé » lorsqu'ils ont une chambre oculaire haute et étroite, et du type « annellascé » lorsque celle-ci est large et courte, et délimitée à la base par un sillon circulaire plus ou moins marqué. Mais aucun dessin ne montre une formation différenciée, mise en évidence par un réactif coloré et pouvant rappeler la nasse ou l'anneau apical figurés si souvent par CHADEFAUD.

Les données actuellement en notre possession sont trop peu nombreuses pour qu'on puisse confirmer ou infirmer l'ensemble des résultats de VEZDA mais on peut, par exemple, remarquer que le *Pyrenula nitida* et l'*Arthopyrenia conoidea* sont, à notre avis, du type nassascé, non du type annellascé, et que les *Porina* (du moins l'espèce que nous avons étudiée) se rattachent au type bitunique. Par contre, il semble bien que les asques des *Thelopsis* puissent être effectivement unituniqués, car ils ne s'ouvrent pas selon le mécanisme du « *Jack-in-box* ».

CHAPITRE VI

RÉCAPITULATION DES DONNÉES ACQUISES SUR LES ASCOCARPES ET LES ASQUES DES PYRÉNOLICHENS ET CONCLUSIONS PARTIELLES

Dans ce chapitre, nous récapitulerons l'essentiel des connaissances actuellement acquises sur l'ontogénie des périthèces (1) et sur la structure des asques des Pyrénolichens. Nous essaierons aussi d'en déduire quelques remarques d'ordres systématique et phylogénétique, relatives à chacun des points examinés successivement.

A. — LE PRIMORDIUM ET LA DIFFÉRENCIATION DU CARPOCENTRE.

1. — Un primordium de type *ascostromatique* a été observé seulement chez l'*Arthopyrenia fallax* et l'*A. submicans*. Ce primordium peut être comparé aux pyrénosphères dont dérivent les périthèces de beaucoup de Pyrénomycètes. Il rappelle encore davantage celui des Discomycètes discostromiens étudiés par BELLEMÈRE (1967) : comme chez les plus primitifs de ces Discomycètes, il est en effet lenticulaire et plectenchymateux. Il fait également penser à celui des Microthyriacées, parce que le carpocentre se différencie dans sa partie centro-basale, sous un toit stromatique, comme chez certaines d'entre elles.

2. — Chez toutes les autres espèces le primordium est seulement *semi-ascostromatique*, à la façon des primordiums glomérulaires d'une partie des Pyrénomycètes apostromiens (les uns ascoloculaires, tels le *Leptosphaeria acuta* et le *L. typharum*, les autres ascohyméniaux, comme les *Chaetomium* ou les *Pleurage*, selon PARGUEY-LEDUC, 1966-67), ou de celui des Lécanorales (cf. LETROUT-GALINOU, 1966). Comme eux il est globuleux ou ellipsoïdal et prosenchymateux, c'est-à-dire plus ou moins plexiforme.

Chez diverses espèces (*Pyrenula nitida*, *Porina* sp., *Protobagliettoa parmigera*) le carpocentre se différencie au centre du primordium, comme c'est la règle chez les Pyrénomycètes apostromiens à primordium glomérulaire et les Lécanorales. La périphérie du primordium donne une *enveloppe primaire*, homologue à l'enveloppe péricentrale des Lécanorales ou à la paroi périthéciale des Pyrénomycètes évoqués ci-dessus.

(1) Ces connaissances sont récapitulées sous forme de tableau p. 634-635.

Chez les autres Pyrénolichens étudiés, le carpocentre est formé par la *totalité* du primordium et l'enveloppe primaire fait défaut. De même le *Lecanora subfuscata*, parmi les Lécánorales, est dépourvu d'enveloppe péricentrale, et chez quelques Pyrénomycètes, comme le *Leptosphaeria rusci* et le *Venturia myrtilli*, l'ascarpe est presque entièrement constitué par des formations carpocentrales. Chez le *Verrucaria controversa*, l'enveloppe primaire est quasi-nulle.

3. — D'autre part, le primordium semi-ascostromatique de divers Pyrénolichens est entouré d'une *formation thalline destinée à s'incorporer au périthèce* pour donner, en règle générale, une *enveloppe thalline*, qui n'est pas toujours complète. Il en est ainsi chez le *Verrucaria confluens* et le *V. cazzae*, le *Thelidium immersum*, l'*Amphoridium calcisedum*, l'*Arthopyrenia conoidea* et l'*A. sublitoralis*. Chez le *Pyrenula nitida* et le *Protobagliettoa parmigera*, les éléments thallins qui entourent le primordium s'ajoutent à l'enveloppe primaire, au lieu de former une enveloppe thalline distincte. Chez le *Dermatocarpon miniatum*, les diverses parties de l'ébauche se forment successivement à partir du thalle, comme d'ailleurs chez certains Pyrénomycètes, tels que le *Leptosphaeria rusci* (PARGUEY-LEDUC, 1966-1967).

Ainsi, l'examen du primordium des Pyrénolichens nous paraît montrer que certains d'entre eux peuvent être rapprochés des Pyrénomycètes ou de Discomycètes inoperculés non lichénisants peu évolués, tandis que les autres, d'ailleurs beaucoup plus nombreux, rappellent à la fois les Lécánorales et certains Pyrénomycètes relativement évolués.

B. — L'EVOLUTION DU CARPOCENTRE.

1) CAS DES ESPÈCES A CARPOCENTRE ASCOSTROMATIQUE ET PARAPLECTENCHYMATEUX.

Chez les Pyrénolichens de cette catégorie, à savoir l'*Arthopyrenia fallax* et l'*A. submicans*, le carpocentre fait place à la cavité périthéciale par résorption des parois cellulaires ; on a vu que ce mécanisme, qui se produit aussi chez les Pyrénomycètes Dothidéens, a été interprété par CHADEFAUD (1953) et PARGUEY-LEDUC (1966-67) comme le résultat d'une sporulation abortive.

Des cellules carpocentrales subsistent contre le plafond de la cavité périthéciale : elles engendrent des *pseudo-paraphyses* et constituent un *appareil sus-hyménial*. Un *appareil sous-hyménial* existe, en outre, chez l'*A. fallax*. Par cela, ces deux *Arthopyrenia* rappellent les Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*, dont le périthèce dérive aussi d'une formation stromatique (= une pyrénosphère) et dont la cavité périthéciale est pareillement revêtue d'une *garniture périloculaire*, en partie sus-hyméniale et génératrice de pseudo-paraphyses, et en partie sous-hyméniale (Fig. 5, A, p. 442).

Par ailleurs, le carpocentre de l'*A. fallax* présente une *croissance marginale* nette, qu'on retrouve chez certains des Discomycètes inoperculés les moins évolués (ceux du type lenticulaire) et chez les Lécánorales.

2) CAS DES ESPÈCES A CARPOCENTRE PLEXIFORME.

a) *Evolution fondamentale.*

En règle générale, chez les Pyrénolichens de cette catégorie, le carpocentre devient *piriforme*, par la formation d'une *pointe apicale* et se subdivise en *trois parties superposées* : un appareil sus-hyménial, un appareil paraphysoïde et un appareil sous-hyménial.

Seuls font exception à la première règle, parmi les espèces dont le développement est connu, le *Verrucaria controversa* et, probablement, le *Thelidium immersum*, dont le carpocentre est dépourvu de pointe apicale. Celle-ci n'existe pas non plus chez les Lécánorales, mais on la trouve par contre chez divers Pyrénomycètes non lichénisants, tels que le *Botryosphaeria dothidea* ou le *Lasiosphaeria ovina* (PARGUEY-LEDUC, 1966-67 et 1967).

Quant à la subdivision du carpocentre en trois parties superposées (pas toujours toutes présentes), elle se produit aussi, d'une part chez les Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora*, dont les appareils sus- et sous-hyménial forment la garniture périloculaire (*cl* + *m*, Fig. 65, A et A'), chez les Sordariales (*Id.*, B et B') dont le carpocentre comprend un cône sus-hyménial (*cos*), un disque sous-hyménial (*di*) et entre les deux un plectenchyme nourricier (*pn*), et aussi chez les Discomycètes inoperculés discostromiens les moins évolués (*Id.*, C et C'), tels que le *Phacidiostroma multivalve*, qui ont un complexe paraphysoïde (*cg*) compris entre une lame sous-hyméniale (*li*) et une lame sus-hyméniale (*ls*) (celle-ci pas toujours distincte). De ce fait, on peut envisager les homologues suivantes :

1. — *Appareil sus-hyménial des Pyrénolichens*, garni de pseudo-paraphyses à croissance limitée et de périphyses = cloche sus-hyméniale, avec pseudo-paraphyses typiques et périphyses des Ascoloculaires = cône sus-hyménial, avec paraphyses secondaires et périphyses des Sordariales = lame sus-hyméniale plectenchymateuse du *Phacidiostroma multivalve* et peut-être filaments descendants de quelques autres Discomycètes inoperculés, tel le *Rhytisma acerinum* ;

2. — *Appareil paraphysoïde des Pyrénolichens* = plectenchyme nourricier de divers Pyrénomycètes (des types *Diaporthe* et *Sordaria*, notamment) = plus particulièrement le réseau de filaments qui remplace ce plectenchyme chez certains Ascoloculaires (*Cucurbitaria berberidis*, *Preussia multispora*) et chez les Ascohyméniaux du type *Eutypa* = complexe paraphysoïde des Discomycètes inoperculés et réseau paraphysoïde des Lécánorales ;

3. — *Appareil sous-hyménial des Pyrénolichens* = ménisque ou disque sous-hyménial des Pyrénomycètes = lame sous-hyméniale plectenchymateuse des Discomycètes inoperculés = réseau sous-hyménial paraphysogène des Lécánorales. Sauf chez les Pyrénomycètes ascoloculaires, ces formations peuvent être paraphysogènes, comme chez les Lécánorales.

b) *Modalités observées.*

En réalité, ces trois formations carpocentrales n'existent ensemble

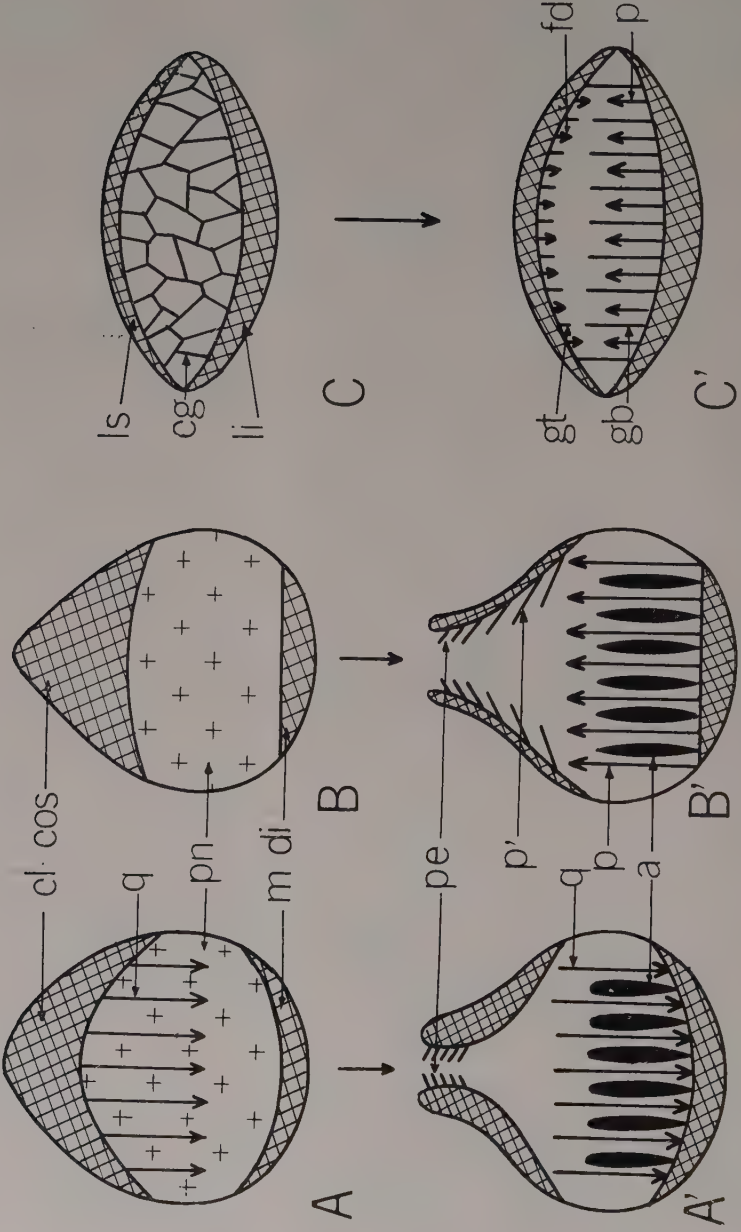


Fig. 65. — Evolution du carpocentre des Ascomycètes.

que chez le *Verrucaria confluens* et, semble-t-il, le *Protobagliettoa parmigera* ; chez les autres espèces, l'une d'entre elles au moins fait défaut.

Chez le *Verrucaria confluens*, les filaments de l'appareil paraphysoïde se rompent près de leur base, lors de la formation de la cavité périthéciale ; leurs portions sommitales donnent alors des filaments pendants. Des faits de même nature ont été décrits chez des Discomycètes inoperculés, par exemple le *Bulgaria inquinans* (BELLEMÈRE, 1967).

Chez le *Protobagliettoa parmigera*, l'appareil paraphysoïde est peu différencié par rapport au plexus carpocentral ; il se résorbe progressivement, à mesure que s'agrandit la cavité périthéciale, qui résulte de l'écartement des appareils sus- et sous-hyménial.

En ce qui concerne les autres espèces, on peut faire les remarques suivantes :

1. — *L'appareil sus-hyménial* est bien développé chez toutes les Verrucariacées : les *Verrucaria controversa*, *cazzae* et *dufourii*, l'*Amphoridium calcisedum*, le *Thelidium immersum*, le *Staurothele meylanii*, ainsi que le *Protobagliettoa parmigera* et le *V. confluens* déjà cités ; il fait par contre défaut chez tous les autres Pyrénolichens étudiés ;

2. — *L'appareil paraphysoïde*, au contraire, n'est présent, parmi les Verrucariacées, que chez le *V. confluens* et le *Protobagliettoa parmigera* ; il existe, plus ou moins développé, chez les Pyrénolichens des autres familles, sauf le *Dermatocarpon miniatum*, qui présente une réduction remarquable du carpocentre ;

3. — *L'appareil sous-hyménial* est toujours présent ; il peut être paraphysogène, et cela aussi bien chez des Verrucariacées que chez les autres Pyrénolichens.

c) Remarques d'ordre phylogénétique.

L'examen de ces particularités du carpocentre des Pyrénolichens et leur comparaison avec les données qui concernent celui des grands

FIGURE 65. — Evolution du carpocentre dans les grands groupes d'Ascomycètes (schémas inspirés de PARGUEY-LEDUC et BELLEMÈRE).

A et A' : Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora* : la garniture périoloculaire entourant les cellules nourricières (*pn*) (peu nombreuses) comprend la cloche sus-hyméniale (*cl*), qui produit des pseudo-paraphyses (*q*), puis les périphyses (*pe*) du col, et le ménisque sous-hyménial (*m*).

B et B' : Pyrénomycètes ascohyméniaux de l'ordre des Sordariales : le plectenchyme nourricier (*pn*) est compris entre le cône sus-hyménial (*cos*), générateur de paraphyses secondaires (*p'*) et de périphyses (*pe*), et le disque sous-hyménial (*di*), qui peut produire des paraphyses (*p*) (celles-ci n'existent pas dans le g. *Sordaria*).

C et C' : Discomycètes inoperculés discostromiens : le complexe paraphysoïde (*cg*) est compris entre la lame sus-hyméniale (*ls*) et la lame sous-hyméniale (*li*). Ensuite les filaments du complexe paraphysoïde se rompent : *gt* = leur portion sommitale et *gb* = leur portion basale ; la lame sous-hyméniale produit des paraphyses (*p*) et, chez certaines espèces, existent des filaments descendants (*fd*).

a : asque.

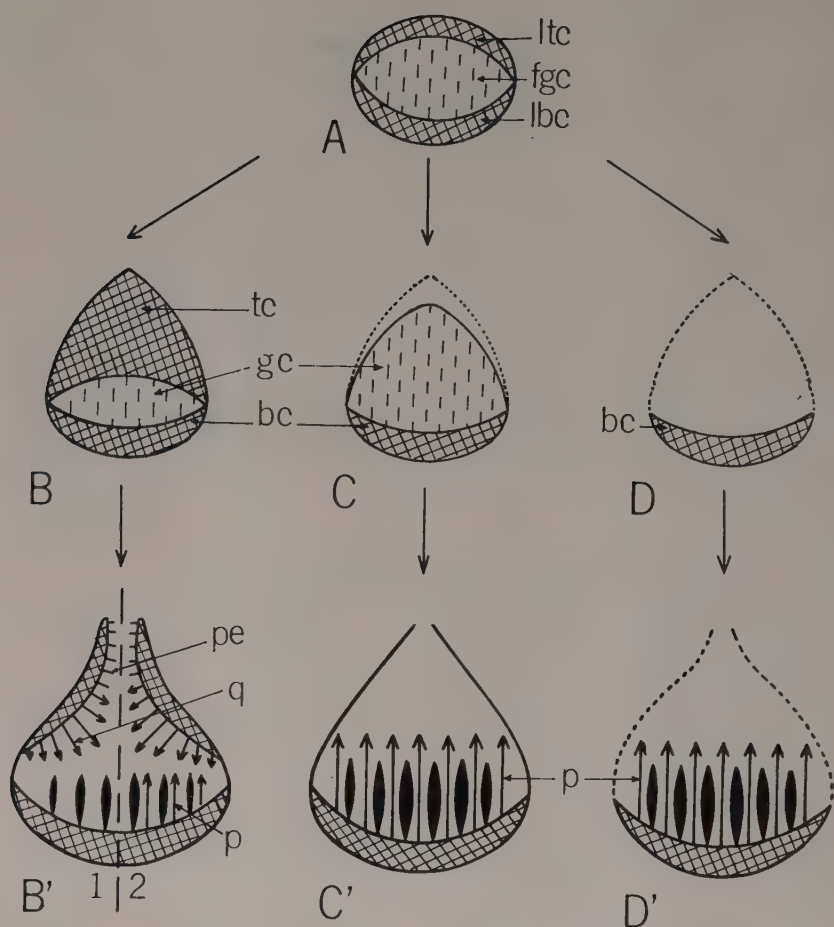


FIGURE 66. — Evolution du carpocentre des Pyrénolichens.

A : type ancestral hypothétique : le carpocentre comporterait une partie moyenne filamenteuse (*fgc*) comprise entre deux lames plectenchymateuses, l'une sus-hyméniale (*lhc*), l'autre sous-hyméniale (*lbc*).

B et B' : évolution du carpocentre des Verrucariacées. La lame sus-hyméniale est développée en un appareil sus-hyménial conique (*tc*) qui produit des filaments à croissance basipète (= pseudo-paraphyses *q*) et les périphyses (*pe*) du col. La partie moyenne du carpocentre (*gc*) est réduite (ou inexistante). Sa partie basale (*bc*) est, selon les espèces, nue (en 1) ou garnie de paraphyses (*p*) (en 2).

C et C' : évolution du carpocentre des Pyrénolichens des autres familles (*Dermatocarpon miniatum* excepté). La lame sus-hyméniale est supprimée ; la partie moyenne du carpocentre (*gc*) est développée et différenciée en un appareil paraphysoïde ; la partie basale (*bc*) est un appareil sous-hyménial paraphysogène.

D et D' : évolution du carpocentre du *Dermatocarpon miniatum*. Le carpocentre est réduit à sa partie sous-hyméniale paraphysogène (*bc*).

groupes d'Ascomycètes conduisent à l'idée d'une *évolution du carpocentre* dont les espèces actuelles, dans les divers groupes, peuvent permettre d'imaginer les étapes successives.

Rappelons ici que selon CHADEFAUD (1965), les grands groupes d'Ascomycètes actuels dériveraient tous d'un même type ancestral hypothétique, dont seraient d'abord issus, d'une part des formes analogues aux *Dothiora* actuels, à partir desquelles auraient évolué ensuite les Pyrénomycètes ascoloculaires, d'autre part les Discomycètes discostromiens et les Lécanorales, puis les autres Discomycètes. Quant aux Pyrénomycètes ascohyméniaux, ils auraient eu des ancêtres ascoloculaires (cf. PARGUEY-LEDUC, 1966-67).

Si l'on tient compte des données relatives aux Pyrénolichens, il semble qu'on puisse imaginer un type ancestral d'ascocarpe (Fig. 66, A), caractérisé par un carpocentre comportant une *partie moyenne*, formée de filaments plus ou moins distincts, comprise entre deux *lames plectenchymateuses*.

A partir de ce type, trois voies évolutives se seraient dessinées, qui ont pu conduire aux différents cas rencontrés chez les Pyrénolichens :

1) *Développement de la lame sus-hyméniale en un appareil sus-hyménial conique (tc)*, porteur de filaments à croissance basipète (*q*) (filaments descendants, pseudo-paraphyses) et *réduction de la partie moyenne (gc) du carpocentre* (Fig. 66, B et B'). Cette première tendance est manifeste chez les Verrucariacées ;

2) *Suppression de la lame sus-hyméniale et développement de la partie moyenne (gc) du carpocentre*, différenciée en un *appareil paraphysoïde* (Fig. 66, C). Cela conduit aux autres Pyrénolichens étudiés, à l'exclusion du *Dermatocarpon miniatum*, et se trouve également réalisé chez les Lécanorales ;

3) *Réduction du carpocentre à sa partie sous-hyméniale (bc)* (Fig. 66, D et D'). C'est le cas du *Dermatocarpon miniatum*.

Parmi les Verrucariacées, la partie moyenne du carpocentre existe encore chez le *V. confluens* et le *Protobagliettoa parmigera*, qui pourraient être les moins évolués, quant au carpocentre. La lame plectenchymateuse sus-hyméniale est encore présente dans l'ébauche du *V. confluens*, mais au cours du développement elle se transforme en un appareil sus-hyménial conique, qu'on retrouve chez toutes les autres Verrucariacées, et cela dès que la cavité périthéciale commence à se former.

Ainsi constitué, l'appareil sus-hyménial des Verrucariacées, garni de filaments descendants comparables à des pseudo-paraphyses incomplètement développées, est comparable à celui des Pyrénomycètes ascoloculaires du type *Pleospora* qui ont des pseudo-paraphyses typiques et, d'une manière peut-être plus précise, à celui des Ascohyméniaux pourvus de paraphyses secondaires, lesquelles sont probablement homologues, malgré leur situation, aux filaments descendants des Verrucariacées. Cela doit indiquer que tous ces Pyrénomycètes peuvent avoir eu une origine commune.

Indiquons encore, à propos du carpocentre des Verrucariacées, que sa partie sous-hyméniale est, comme chez les Ascohyméniaux, tantôt paraphysogène, tantôt non paraphysogène (Fig. 66, B'), et que cela accentue la ressemblance des Verrucariacées avec les Ascomycètes de ce type, du moins en ce qui concerne le carpocentre.

Parmi les Pyrénolichens dépourvus d'appareil sus-hyménial, l'appareil paraphysoïde est encore peu important chez le *Pyrenula nitida* et le *Porina* sp., mais il prend une extension plus grande chez l'*Arthopyrenia conoidea*, et plus encore chez l'*A. sublitoralis*. Dans tous les cas il est transitoire et remplacé au cours du développement par un faisceau de paraphyses carpocentrales (*p*, Fig. 66, C'). De ce fait, ces Pyrénolichens rappellent les Discomycètes relativement évolués et les Lécánorales. On peut remarquer d'ailleurs que cette évolution du carpocentre va de pair avec une évolution morphologique des ascocarpes, qui fait de ces derniers des périthèces non typiques, dépourvus d'appareil ostiolaire.

Enfin la réduction du carpocentre observée chez le *Dermatocarpon miniatum* rappelle celle décrite par PARGUEY-LEDUC (1967) chez certains Ascohyméniaux évolués, par exemple ceux du type *Xylaria*, et les Clavicipitales.

C. — LA PAROI PERITHECIALE.

Chez les Pyrénolichens à *primordium ascostromatique*, la paroi périthéciale est une paroi *ascostromatique*, dérivée de la périphérie du *primordium*. Chez l'*Arthopyrenia fallax* (Fig. 67, A) et l'*A. submicans* elle se borne à coiffer le carpocentre et à l'entourer latéralement ; sa partie basale n'existe pas.

Chez les autres Pyrénolichens, la paroi périthéciale est généralement formée de plusieurs parties emboîtées, dont chacune représente l'un des quatre types d'enveloppe définis dans l'introduction : enveloppes *primaire*, *secondaire*, *thalline* et *carpocentrale*.

1) L'ENVELOPPE PRIMAIRE.

Cette enveloppe semble exister, parmi les espèces étudiées, seulement chez le *Protobagiettoa parmigera* (Fig. 64, A), le *Pyrenula nitida* (Fig. 68, A) et le *Porina* sp. (Fig. 68, E). Elle peut être présente, mais réduite à quelques filaments, chez le *V. controversa* (Fig. 67, B). Comme on l'a déjà vu, elle nous paraît pouvoir être homologuée à l'enveloppe *péricentrale* des Lécánorales ou à la *paroi des périthèces* des Pyrénomycètes *apostromiens*. Comme cette dernière, elle est conservée dans le périthèce adulte.

Il en va de même chez les Discolichens Graphidiens (JANEX-FAVRE, 1964 ; LETROUT-GALINOU, 1966) : chez eux, l'enveloppe *péricentrale* subsiste autour de l'apothécie adulte.

Par contre, chez les Lécánorales, le toit *péricentral* est en principe fugace et le plancher peut lui-même disparaître, de sorte que l'enveloppe *péricentrale* ne participe pas à la constitution de la paroi, ou excipulum, de l'apothécie adulte. Cela indique peut-être un stade d'évolution plus avancé.

2) L'ENVELOPPE SECONDAIRE.

D'après nos observations, cette enveloppe existe, d'ailleurs avec une extension variable, chez quatre seulement des Verrucariacées s.s., à savoir : le *V. cazzae* (Fig. 67, C), le *V. dufourii* (Fig. 64, E), l'*Amphoridium calcisedum* (Fig. 64, D) et, probablement, le *Staurothele meylanii* (Fig. 64, B). Par contre on la retrouve chez tous les autres Pyrénolichens étudiés (Fig. 68). Elle est définie par les deux caractéristiques

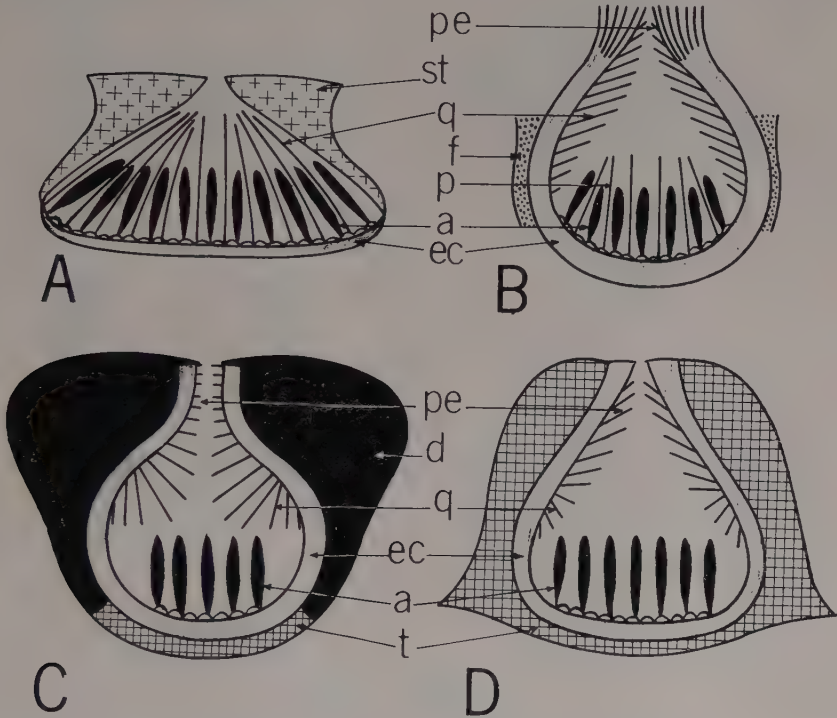


FIGURE 67. — Schémas des périthèces des Pyrénolichens étudiés.

A : *Arthopyrenia fallax*.

B : *Verrucaria controversa*.

C : *Verrucaria cazzae*.

D : *Verrucaria confluens*.

a : asque ; d : enveloppe secondaire ; ec : enveloppe carpocentrale ; f : enveloppe primaire ; p : paraphyse ; pe : périphysse ; q : pseudo-paraphyse ; st : enveloppe stromatique ; t : enveloppe thalline.

suivantes : 1. elle se différencie *après* le carpocentre, qu'elle entoure ; 2. elle est formée de filaments sub-contigus et sub-parallèles disposés comme les méridiennes du carpocentre. Elle présente, selon les espèces, diverses variations, relatives à son mode de développement et à son origine, ainsi qu'à son extension, comme nous allons le préciser.

a) Mode de développement.

Chez les Verrucariacées s.s. pourvues d'une enveloppe secondaire (nous n'envisageons pas ici le *Staurothele meylanii*, pour lequel les

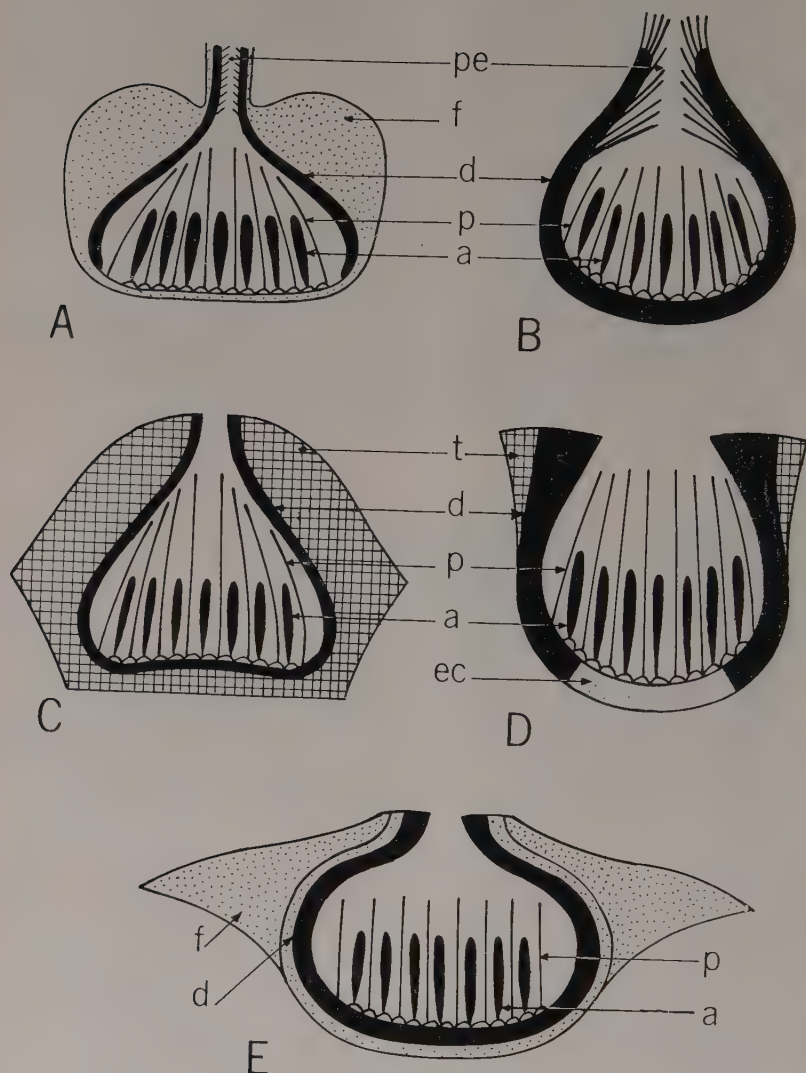


FIGURE 68. — Schémas des périthèces des Pyrénolichens étudiés.

A : *Pyrenula nitida*.

B : *Dermatocarpon minutum*.

C : *Arthopyrenia conoidea*.

D : *Arthopyrenia sublitoralis*.

E : *Porina* sp.

a : asque ; d : enveloppe secondaire ; ec : enveloppe carpocentrale ; f : enveloppe primaire ; p : paraphyse ; pe : périphyse ; t : enveloppe thalline.

données ontogéniques sont insuffisantes), c'est la partie *tectale* de cette enveloppe qui apparaît la première, sous forme d'un *faisceau* ou d'une *couronne* de filaments coiffant le carpocentre. Ceux-ci se développent ensuite *vers le bas* et produisent finalement une enveloppe qui revêt totalement le carpocentre, sauf toutefois chez le *Verrucaria cazzae*, où sa partie basale ne se forme pas. Chez ce *Verrucario* et chez le *V. dufourii*, ses parties supérieure et latérale forment un large *involucre* autour de la cavité périthéciale.

Parmi les autres Pyrénolichens étudiés, l'enveloppe secondaire a également un développement exclusivement *basipète*, débutant *sur le sommet* du carpocentre, chez l'*Arthopyrenia conoidea* et l'*A. sublitoralis*. Chez ce dernier (Fig. 68, D), sa partie basale, comme chez le *Verrucaria cazzae*, ne se forme pas.

Chez le *Dermatocarpon minutum* et le *Porina* sp., le développement de l'enveloppe secondaire débute *sur les flancs* du carpocentre : il s'y différencie un manchon de filaments parallèles, qui se développe ensuite *à la fois vers le bas*, comme dans le cas précédent, et *vers le haut*. Chez ces deux Lichens, l'enveloppe secondaire est complète.

Enfin, chez le *Pyrenula nitida*, l'enveloppe secondaire est réduite à un mince manchon de filaments, qui se forme à partir d'une zone annulaire encerclant *la base* du carpocentre ; elle a, de ce fait, un développement uniquement *acropète*.

b) Origine.

L'origine de la zone initiatrice de l'enveloppe secondaire est généralement difficile à déterminer ; elle peut sans doute varier selon les espèces.

Dans certains cas, l'enveloppe secondaire semble produite par des éléments *demeurés indifférenciés* par rapport au thalle. Chez l'*Arthopyrenia conoidea*, ces éléments sont préalablement incorporés au primordium lui-même, avant que celui-ci ne soit transformé en une ébauche différenciée. Chez l'*A. sublitoralis* et le *Dermatocarpon minutum*, ils ne s'ajoutent au primordium qu'après transformation de celui-ci en un carpocentre.

Dans d'autres cas, la zone initiatrice de l'enveloppe secondaire se différencie dans l'ébauche déjà constituée ; dans celle-ci, chez le *Pyrenula nitida* et le *Verrucaria cazzae*, elle pourrait appartenir au carpocentre, chez le *Porina* sp., à l'enveloppe primaire. Quand cette zone devient fonctionnelle, il se produit vraisemblablement une différenciation de ses cellules, qui retournent à un état en quelque sorte primordial, avant de subir une nouvelle différenciation, aboutissant à la formation de l'enveloppe secondaire. Une étude cytologique, d'ailleurs très délicate, serait évidemment nécessaire pour éclaircir cette question.

c) Comparaison de l'enveloppe secondaire des Pyrénolichens avec les formations pariétales secondaires des autres Ascomycètes.

1. — *L'enveloppe secondaire à développement exclusivement basipète des Verrucariacées et des Arthopyrenia conoidea et sublitoralis, rappelle le manchon parathécioïde des Discomycètes inoperculés*

(Fig. 69, A). Cependant son développement est en général plus complet, car il aboutit à la formation d'une cupule basale (qui toutefois manque chez le *V. cazzae* et l'*A. sublitoralis*). Il est aussi moins complexe, car l'enveloppe secondaire demeure généralement dépourvue de revêtement (un revêtement externe, amphithécioïde, existe toutefois chez l'*Arthopyrenia conoidea*), et il ne produit pas un appareil parathécial. Il porte bien, en principe, une *couronne sommitale*,

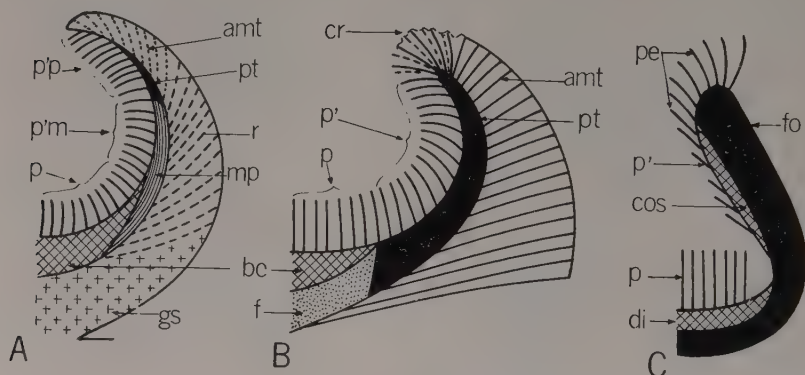


FIGURE 69. — Les formations pariétales secondaires dans les grands groupes d'Ascomycètes (schémas imités de BELLEMÈRE, LETROUT-GALINOU et PARGUEY-LEDUC).

A : marge de l'apothécie des Discomycètes inoperculés parathéciens. La base de l'apothécie (bc) (= partie inférieure du carpocentre), qui a produit des paraphyses primaires (p), est engainée dans le conceptacle stromatique (gs). Sur sa marge, le manchon parathécioïde (mp) est garni, sur sa face interne, de paraphyses secondaires (p'm) et, sur sa face externe, le conceptacle s'est transformé en un revêtement amphithécioïde (r). Il a produit un appareil parathécial, encore peu développé, comprenant le parathécium (pt), les paraphyses secondaires parathéciales (p'p) et les hyphes amphithéciales (amt).

B : marge de l'apothécie des Lécánorales. L'appareil parathécial comprend la couronne (cr), le parathécium (pt), garni d'hyphes amphithéciales (amt) et de paraphyses secondaires (p'), qui s'ajoutent aux paraphyses primaires (p) produites par le réseau sous-hyménial (bc). f = plancher péricentral.

C : moitié de périthèce adulte de Pyrénomycète ascophyménial (Sordariales). Le follicule à asques (fo) (= partie périphérique de l'ascothécie) porte à son sommet une couronne de périphyces (pe) et est revêtu sur sa face interne des restes du carpocentre : cône sus-hyménial (cos), générateur de paraphyses secondaires (p') et de périphyces (pe), et disque sous-hyménial (di) paraphysogène (il ne l'est pas dans le g. *Sordaria*) ; p : paraphyses primaires.

qui peut rappeler la couronne initiale du parathécium des Lécánorales, mais ce dernier se développe vers le haut.

2. — *L'enveloppe secondaire du Dermatocarpon miniatum et du Porina sp.*, à développement acropète et basipète, rappelle à la fois l'ensemble des appareils parathécioïde et parathécial des Discomycètes (Lécánorales comprises) (Fig. 69, A et B), et l'enveloppe ascothéciale des Pyrénomycètes ascophyméniaux (Fig. 69, C).

Comme celle des Verrucariacées précédemment envisagée, l'en-

veloppe secondaire de ces Pyrénolichens n'a pas tous les caractères des formations pariétales secondaires des Discomycètes. Sa partie inférieure à développement basipète, est plus développée que chez ces derniers et dépourvue de revêtement. Sa partie supérieure porte seulement des ramifications internes, qui sont des périphyces, extra-hyméniales, non des paraphyses parathéciales s'ajoutant à l'hyménium, comme chez les Discomycètes, et sa couronne sommitale est peu épanouie.

Concernant la comparaison avec l'enveloppe ascothéciale des Ascohyméniaux, on a vu à propos du *Dermatocarpon miniatum* que l'enveloppe secondaire de ce Lichen nous paraissait pouvoir lui être homologuée, ainsi d'ailleurs qu'à celle des Clavicipitales. L'examen de ces diverses enveloppes nous avait en outre conduit à admettre l'hypothèse selon laquelle les formations pariétales secondaires des Discomycètes et des Ascohyméniaux pouvaient être elles-mêmes homologues l'une de l'autre.

3. — Le manchon à développement acropète, qui prend naissance autour de la base du carpocentre chez le *Pyrenula nitida*, nous a paru pouvoir être interprété comme un manchon parathécial comparable à celui des Lécánorales, mais rudimentaire.

3) L'ENVELOPPE THALLINE.

Cette enveloppe peut exister aussi bien chez les Verrucariacées que chez les autres Pyrénolichens. Elle est tantôt complète (*Amphoridium calcisedum*, Fig. 64, D ; *Verrucaria confluens*, Fig. 67, D ; *Thelidium immersum*, Fig. 64, C ; *Arthopyrenia conoidea*, Fig. 68, C), tantôt incomplète et, dans ce cas, réduite soit à sa partie supérieure (*Arthopyrenia sublitoralis*, Fig. 68, D), soit à sa partie basale (*Verrucaria cazzae*, Fig. 67, C).

Si l'on compare la composition des parois périthéciales des divers Pyrénolichens étudiés (1), on remarque qu'une enveloppe thalline ne coexiste jamais avec une enveloppe primaire. Cela peut indiquer que ces deux enveloppes sont des formations équivalentes, représentant deux modalités distinctes de la différenciation d'éléments thallins autour de l'ébauche périthéciale :

— Tantôt les hyphes thallines entourant le futur carpocentre se différencient précocement et de telle manière qu'elles s'incorporent au primordium : elles donnent ensuite une enveloppe primaire ;

— Tantôt, au contraire, leur différenciation est plus tardive, plus lente et différente de celle qui aboutit à l'édification du primordium. De celui-ci dérive alors seulement le futur carpocentre, et les éléments thallins qui l'entourent forment ensuite une enveloppe thalline.

Un type intermédiaire entre les deux précédents s'observe chez le *Pyrenula nitida* et, probablement, le *Protobagliettoa parmigera* : chez ces deux Lichens, l'enveloppe primaire existe, mais la partie tout à fait périphérique de la paroi périthéciale se différencie, tardivement, à la façon d'une enveloppe thalline ; celle-ci est d'abord distincte autour

(1) Cf. tableau récapitulatif, p. 634-635.

de l'enveloppe primaire, mais à la fin elle acquiert la même structure que cette dernière, avec laquelle elle fusionne.

Du point de vue phylogénétique, on peut se demander si l'existence d'une enveloppe thalline est un caractère plus ou moins évolué que celle d'une enveloppe primaire. Aucun argument ne nous permet ici de répondre à cette question.

4) L'ENVELOPPE CARPOCENTRALE.

Cette enveloppe, formée par les éléments périphériques du carpo-centre, ne doit pas être confondue avec la garniture périloculaire des Pyrénomycètes (= cloche sus-hyméniale + ménisque sous-hyménial, ou leurs équivalents). Chez le Pyrénomycète ascoloculaire *Venturia myrtilli*, en effet, elle coexiste avec cette garniture, qu'elle entoure.

Elle est présente chez toutes les Verrucariacées (Fig. 64 et 67, B à D), à l'exception, semble-t-il, du *Staurothele meylanii* (Fig. 64, B) et de l'*Amphoridium calcisedum* Id., D). Chez elles, elle forme le revêtement de la cavité périthéciale. Elle manque dans les autres familles de Pyrénolichens, sauf peut-être chez l'*Arthopyrenia sublitoralis* (Fig. 68, D), où sa base, seule présente, forme celle de la paroi périthéciale.

Si l'on analyse la composition de la paroi périthéciale chez les différentes espèces étudiées, on constate que *chez toutes celles où l'enveloppe carpocentrale n'existe pas, c'est une enveloppe secondaire qui revêt la cavité périthéciale*. Cela est vrai à la fois chez les deux Verrucariacées citées plus haut et chez les autres Pyrénolichens, sauf pourtant l'*A. sublitoralis*, dont la paroi est mixte : sa base est carpocentrale, le reste dérive d'un manchon secondaire, et les *Verrucaria cazzae* et *dufourii*, qui ont à la fois une enveloppe carpocentrale et une enveloppe secondaire.

Ces faits semblent indiquer l'existence de *relations entre l'enveloppe carpocentrale et l'enveloppe secondaire* : selon les types, et peut-être selon le stade évolutif atteint, c'est l'une ou l'autre d'entre elles qui est présente ou, tout au moins, mieux différenciée et prédominante. Dans cette hypothèse, le *V. cazzae* et le *V. dufourii* constitueraient un cas particulier, en quelque sorte synthétique.

Rappelons en outre ici que les enveloppes secondaire et carpocentrale ont, par ailleurs, des *ressemblances structurales* entre elles : toutes les deux comportent, dans le périthèce adulte, une partie pleurale formée de filaments sub-contigus et sub-parallèles, divergeant au sommet pour constituer une couronne. Ce type de structure, auquel se rattache aussi l'*appareil parathécial* des Discomycètes, apparaît ainsi caractéristique des formations *pariétales* des Pyrénolichens et des Discomycètes, lichénisants ou non, et en quelque sorte lié à cette fonction.

5) CONCLUSIONS ET REMARQUES D'ORDRE PHYLOGÉNÉTIQUE.

Les données relatives à la paroi des périthèces des Pyrénolichens semblent montrer que celle-ci comprend fondamentalement *deux parties emboîtées* : une partie *externe*, qui est une enveloppe primaire ou une enveloppe thalline, et une partie *interne* qui revêt la cavité

périthéciale et qui est soit une enveloppe *secondaire*, soit une enveloppe *carpocentrale*.

Ces deux parties existent à la fois chez plusieurs des Pyrénolichens étudiés (*Protobagliettoa parmigera*, *Amphoridium calcisedum*, *Thelidium immersum*, *Porina* sp., *Pyrenula nitida*, *Arthopyrenia conoidea*). D'autres n'ont plus que la partie interne : ce sont le *Staurothele meylanii*, le *Dermatocarpon miniatum* et l'*Arthopyrenia sublitoralis*. Chez le *Verrucaria cazzae*, au contraire, la paroi, qui est double, se compose en fait de formations de trois sortes : thalline, secondaire et carpocentrale. Ce dernier cas est sans doute un cas intermédiaire, résultant d'une évolution particulière. Si on le met à part, il semble que les espèces du premier type, qui sont plus synthétiques, soient moins évoluées, du moins quant à leur paroi, que les autres.

A l'appui de cette hypothèse, on peut remarquer que la paroi périthéciale externe des Pyrénolichens joue le même rôle que l'ascostroma ou les pyrénosphères (= sphères stromatiques) des Ascomycètes non lichénisants : elle en a la situation, elle les rappelle aussi par sa structure, remarquable chez l'*Arthopyrenia conoidea*. Or chez ces Ascomycètes, l'évolution paraît avoir tendu vers la réduction, puis la suppression totale, de la partie ascostromatique ou pyrénosphérique de la paroi des ascocarpes. Dès lors on peut penser, par analogie, qu'elle a aussi réduit, puis supprimé, la paroi externe des périthèces des Pyrénolichens : elle serait encore présente seulement chez les moins évolués ; les plus évolués en seraient dépourvus.

A ce sujet, le cas du *Verrucaria controversa* est intéressant : son primordium semble être une sorte de pyrénosphère palissadique ; il devrait donc donner un carpocentre logé dans une enveloppe primaire, future enveloppe externe du périthèce ; en fait cette enveloppe, réduite à quelques filaments, est quasi-supprimée. Au stade suivant de l'évolution elle l'aurait été tout à fait.

D'autre part, la comparaison que nous venons de faire entre l'enveloppe externe des Pyrénolichens et les formations ascostromatiques conduit à penser que cette enveloppe est peut-être elle aussi ascostromatique. Sa présence pourrait alors être interprétée comme l'indication que les Champignons des Pyrénolichens ont conservé l'aptitude à produire des sortes de stromas logeant leurs ascocarpes. D'après cette façon de voir, l'enveloppe thalline pourrait constituer un stroma moins différencié que l'enveloppe primaire et donc être plus évoluée. Quant à l'enveloppe péricentrale des Lécanorales, elle serait elle aussi équivalente à un stroma, comme l'ont d'ailleurs déjà supposé PARGUEY-LEDUC (1967) et JANEX-FAVRE (1967).

Quant à la partie interne de la paroi périthéciale, qui est présente chez tous les Pyrénolichens, elle se rattache au carpocentre s.l. L'enveloppe carpocentrale proprement dite a été comparée à la pseudo-pyrénosphère de certains Pyrénomycètes *ascoloculaires* évolués. L'enveloppe secondaire nous a paru pouvoir être homologuée, dans une certaine mesure, aux formations pariétales secondaires des Pyrénomycètes ascohyméniaux et des Discomycètes, lesquels sont également, plus ou moins typiquement, ascohyméniaux. De la sorte, les Verru-

cariacées pourvues d'une enveloppe carpocentrale constituée comme la paroi de certains Ascoloculaires pourraient se rattacher au type *ascoloculaire*, tandis que les Pyrénolichens à enveloppe secondaire appartiendraient au type *ascohyménial*. Quant aux Verrucariacées à enveloppe secondaire s'ajoutant, ou non, à une enveloppe carpocentrale, elles seraient des formes de passage entre ces deux types, et leur existence confirmerait que ceux-ci ne sont pas radicalement distincts.

D. — L'APPAREIL OSTIOLAIRE.

Chez l'*Arthopyrenia fallax* et l'*A. submicans*, l'ostiole est percé au centre du toit stromatique et il n'y a pas d'appareil ostiolaire différencié, comme d'ailleurs chez les Pléosporales de la famille des Microthyriacées, auxquelles ces deux Pyrénolichens ont été, par ailleurs, comparés.

Chez les Verrucariacées, l'appareil ostiolaire prend la forme d'un *col*, et des trois formations qui constituent l'appareil ostiolaire théorique des Pyrénomycètes, seule est présente la *formation interne*, qui dépend du carpocentre. Celle-ci existe même chez l'*Amphoridium calcisedum* et le *Staurothele meylanii* dont l'appareil sus-hyménial, qui l'a engendrée, n'est plus distinct dans le périthèce adulte. De ce fait, l'appareil ostiolaire de ces Pyrénolichens est organisé comme celui des Pyrénomycètes *ascoloculaires*. Chez les Verrucariacées pourvues d'une enveloppe secondaire, son sommet participe aussi à la constitution de l'appareil ostiolaire, en donnant l'équivalent d'une *formation intermédiaire* rudimentaire, ainsi qu'on l'a vu à propos du *V. cazzae* : il semble en être de même chez le *V. dufourii* et l'*Amphoridium calcisedum*, mais non le *Staurothele meylanii*. Par cette particularité, comme par la présence de l'enveloppe secondaire à laquelle elle est liée, ces Verrucariacées se distinguent des Ascoloculaires.

Chez les autres Pyrénolichens étudiés, au contraire, la *formation interne de l'appareil ostiolaire fait toujours défaut*, ce qui est en relation avec la suppression de l'appareil sus-hyménial carpocentral. De ce fait ces Lichens diffèrent des Ascoloculaires. L'appareil ostiolaire est bien différencié et en forme de *col* chez le *Dermatocarpon miniatum* et le *Pyrenula nitida* : chez le premier la *formation intermédiaire* existe seule ; chez le second cette formation est engainée par une *formation externe*, en relation avec l'enveloppe primaire, et le *col* s'efface à la fin du développement. Chez le *Porina* sp., l'appareil ostiolaire est différencié ; il comporte les *formations intermédiaire et externe* superposées, mais il n'y a *pas de col*. Enfin, chez l'*Arthopyrenia conoidea* et l'*A. sublitoralis*, il n'y a *ni appareil ostiolaire différencié, ni col* : de la sorte ces ascocarpes, bien que pourvus d'un orifice circulaire étroit (chez l'*A. sublitoralis* celui-ci est toutefois relativement large par rapport au diamètre de la cavité), ne sont pas de véritables périthèces ; ils rappellent plutôt ceux des *Lichina*, des *Ostropales* et des *Pertusaria*, généralement interprétés comme des *apothécies*.

E. — LES ASQUES.

Les Pyrénolichens étudiés présentent une grande *uniformité* en ce qui concerne les asques : tous ceux qui ont pu être observés se rattachent au type *bitunique-nassascé* et présentent un « *Jack-in-box* » plus ou moins typique. La nasse manque toutefois chez le *Porina* sp. qui, de plus, est remarquable par la réduction de son endoascus à un dôme apical.

Le type bitunique-nassascé est fondamentalement celui des asques des Pyrénomycètes *ascoloculaires*. Selon PARGUEY-LEDUC (1966-67), il serait plus primitif que le type unitunique, auquel appartiennent la grande majorité des Ascohyméniaux. Il est aussi très répandu chez les Discolichens.

TABLEAU

	PRIMORDIUM		CARPOCENTRE		
	ascostro- matique	semi- ascostro- matique	appareil sus- hyménial	appareil para- physoïde	appareil sous- hyménial
<i>Arthopyrenia fallax</i>	+	0	+	0	+
<i>Arthopyrenia submicans</i>	+	0	+	0	0
<i>Verrucaria confluens</i>	0	+	+	+	+
<i>Protobagiettoa parmigera</i>	0	+	+	+	+
<i>Verrucaria controversa</i>	0	+	+	0	+p
<i>Thelidium immersum</i>	0	+	+	0	+p
<i>Verrucaria cazzae</i>	0	+	+	0	+
<i>Verrucaria dufourii</i>	0	+	+	0	+
<i>Amphoridium calcisedum</i>	0	+	+	0	+p
<i>Staurothele meylanii</i>	0	+	+	0	+
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	0	+	0	0	+p
<i>Pyrenula nitida</i>	0	+	0	+	+p
<i>Porina</i>	0	+	0	+	+p
<i>Arthopyrenia conoidea</i>	0	+	0	+	+p
<i>Arthopyrenia sublitoralis</i>	0	+	0	+	+p

Les symboles 0 et + indiquent respectivement l'absence et la présence de

RECAPITULATIF

PAROI PERITHECIALE					APPAREIL OSTIOLAIRE		
envel. stroma- tique	envel. primaire	envel. thalline	envel. secon- daire	envel. carpo- centr.	formation interne	formation intermé- diaire	formation externe
+	0	0	0	0	0	0	0
+	0	0	0	0	0	0	0
0	0	+	0	+	+	0	0
0	+	0	0	+	+	0	0
0	rudim.	0	0	+	+	0	0
0	0	+	0	+	+	0	0
0	0	+(base)	+(sf base)	+	+	rudim.	0
0	0	0	+	+	+	rudim.	0
0	0	+	+	0	+	rudim.	0
0	0	0	+	0	+	0	0
0	0	0	+	0	0	+	0
0	+	0	+(manchon)	0	0	+	+
0	+	0	+	0	0	+	+
0	0	+	+	0	0	0	0
0	0	+(invo- lucre)	+	+(base)	0	0	0

la formation considérée ; p = paraphyses.

CONCLUSIONS GENERALES

Nous nous proposons maintenant de faire la synthèse de nos conclusions partielles, afin de répondre aux deux questions posées dans l'introduction, la première étant relative à la signification possible, du point de vue systématique et phylogénétique, de la morphologie de l'ascocarpe, et la seconde ayant trait aux types de développement rencontrés parmi les Pyrénolichens et à leur comparaison avec les types ascoloculaire et ascohyménial reconnus chez les autres Ascomycètes.

A. — LA MORPHOLOGIE DE L'ASCOCARPE.

Pour l'ensemble des Pyrénolichens étudiés, nous avons noté une relative diversité morphologique des ascocarpes. En effet, si tous sont pourvus d'un orifice étroit, ou *ostiole*, la cavité périthéciale est, selon les espèces, tantôt en forme de *bouteille*, avec un rétrécissement apical en forme de *col* et tantôt *sphérique*, *dépourvue de col*. Les ascocarpes du premier type sont des *périthèces* typiques, mais ceux du second type posent un problème particulier : en effet, ils existent aussi chez divers autres Ascomycètes, lichénisants ou non, chez lesquels ils ont été interprétés tantôt comme des *périthèces*, tantôt comme des *apothécies*, selon leur organisation, leur mode de développement ou la structure des asques qu'ils contiennent. Pour une même espèce, il y a parfois désaccord entre les auteurs, par exemple au sujet des *Lichinacées* et des *Clavicipitales*. Nous examinerons le cas de ces Ascomycètes, ainsi que celui des *Ostropales* et des *Pertusaria*, et nous les comparerons aux Pyrénolichens évoqués ci-dessus. Pour tous ces Champignons, la fructification sera appelée « *ascocarpe périthécioïde* ».

1) L'ASCOCARPE PÉRITHÉCIOÏDE DES CLAVICIPITALES.

Nous avons signalé à propos de l'étude du *Dermatocarpon minutum* le travail de DOGUET (1960) sur l'ontogénie de l'*Epichloe typhina*. Cet auteur rapproche les ascocarpes de ce Champignon de ceux du *Chaetoceratostoma longirostre*, qui est un Pyrénomycète ascohyménial. Tous deux ont un appareil ostiolaire en forme de col, différencié au sommet de la cavité périthéciale et dépendant de la paroi interne de l'ascocarpe. Selon nous, cette paroi et l'appareil ostiolaire qu'elle porte sont comparables à l'enveloppe secondaire et à l'appareil ostiolaire du *Dermatocarpon minutum* ; les ascocarpes de ces trois Ascomycètes sont des *périthèces* se rattachant au type *ascohyménial*. Toutefois, nous avons vu que CHADEF AUD (1960, 1965), PARGUEY-LEDUC (1967) et BELLEMÈRE (1967), tout en notant la ressemblance de l'*Epichloe* avec les Ascohyméniaux, en font plutôt des Discomycètes proches des

Ostropales, parce qu'ils ont des asques du même type, qui est une variante remarquable du type unitunique-annellascé, et que leur paroi peut être interprétée également par comparaison avec celle de ces dernières.

2) L'ASCOCARPE PÉRITHÉCIOÏDE DES OSTROPALES.

Selon BELLEMÈRE (1967), les Ostropales, semblablement unituniquees-annellascées, sont des Discomycètes discostromiens non lenticulaires, chez lesquels se manifestent deux tendances évolutives conduisant, à partir du *Stictis radiata*, ou d'un type analogue, l'une vers une fructification de type *apothécie*, comme celle du *Schizoxylon berkelyanum*, l'autre vers une fructification de type *périthèce*, comme celle de l'*Ostropa barbara*. Chez ce dernier, l'ébauche de l'ascocarpe est logée dans un conceptacle stromatique complexe, dont la partie interne donne un manchon parathécioïde ; celui-ci ne produit pas d'appareil parathécial, de sorte que l'ascocarpe n'a pas atteint le type *pré-parathécien* défini par BELLEMÈRE. D'autre part, le plafond de la cavité est garni de *filaments descendants*, qui pourraient être l'équivalent de pseudo-paraphyses. Dans l'ascocarpe sub-adulte, le sommet de ce plafond forme la base d'un col, dans laquelle ces filaments prennent l'allure de périphyses : il y a ainsi en quelque sorte un *appareil ostiolaire rudimentaire*. Le stade suivant n'a pas pu être observé.

Ainsi la fructification de l'*Ostropa barbara* rappelle un périthèce par son ouverture punctiforme et l'existence, peut-être transitoire, d'une formation qui simule un appareil ostiolaire rudimentaire. Mais, par son développement, elle se rattache à un type peu évolué, proche de celui des apothécies *pré-parathéciennes*.

3) L'ASCOCARPE PÉRITHÉCIOÏDE DES *Lichina*.

D'après l'étude ontogénique que nous avons faite des ascocarpes du *Lichina pygmaea* et du *L. confinis* (JANEX-FAVRE, 1967), leur développement peut se résumer de la façon suivante :

- le *primordium*, différencié autour de l'appareil ascogonial, donne un *carpocentre* dépourvu d'enveloppe primaire ;

- ce carpocentre se subdivise en un *appareil sous-hyménial* non paraphysogène et un *appareil paraphysoïde* ;

- à la périphérie du carpocentre (mais peut-être aux dépens du thalle) se forme un *manchon secondaire* (d) (Fig. 70), que nous avons qualifié de *parathécioïde*, mais qui nous paraît maintenant comparable à celui du *Pyrenula nitida* par son mode de développement, bien qu'il n'y ait pas, pour l'engendrer, de zone annulaire initiatrice différenciée, comparable à la péribase des Lécánorales. Ce manchon porte un revêtement interne *périthécioïde* (fpe), qui est en continuité avec l'hyménium, mais en reste distinct parce que l'appareil ascogène ne se développe pas dans sa base ;

- l'ascocarpe adulte est *dépourvu d'appareil ostiolaire*.

Ces faits nous ont conduite à interpréter les ascocarpes des *Lichina* comme des *apothécies anté-parathéciennes*, ayant un développement simplifié par rapport à celui des Lécánorales. Précisons que leurs

asques sont du type *bituniqué-nassascé*, contrairement à ceux des *Clavicipitales* et des *Ostropales*.

4) L'ASCOCARPE PÉRITHÉCIOÏDE DES *Pertusaria*.

D'après l'étude qu'a faite LETROUT-GALINOU du *Pertusaria pertusa*, la fructification de ce *Discolichen* se rattache aussi à un type *anté-parathécien*, mais de plus elle est polycarpique. Le primordium donne un carpocentre *primaire*, entouré d'une *enveloppe péricentrale*. Ce carpocentre est ensuite remplacé par plusieurs carpocentres *secon-*

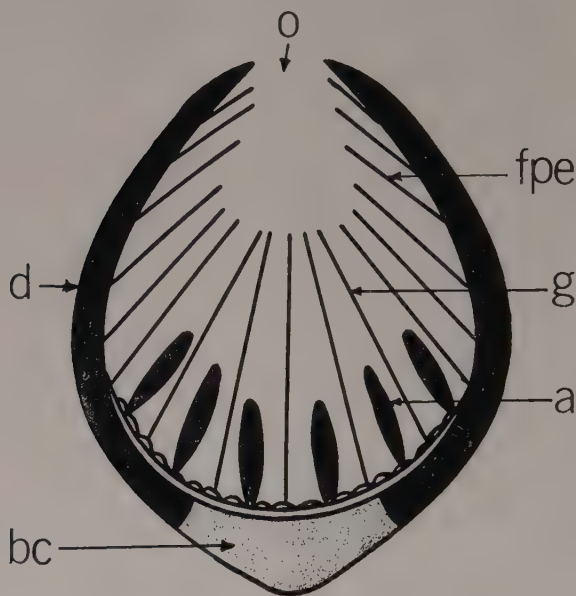


FIGURE 70. — Schéma de l'ascocarpe périthécioïde des *Lichina*.

a : asque ; *bc* : appareil sous-hyménial ; *d* : enveloppe secondaire ; *fpe* : filaments périphysoïdes ; *g* : filaments paraphysoïdes ; *o* : ostiole.

daïres, dont chacun donne un *plexus sous-hyménial* non paraphysogène et un *plexus paraphysoïde* persistant. La périphérie de ce dernier forme un *faux parathécium*, garni sur sa face externe d'un *revêtement amphithécioïde*. Il n'y a aucune formation différenciée autour de l'ouverture étroite de la fructification (cf. LETROUT-GALINOU, 1966).

Par ailleurs le *Pertusaria pertusa* est remarquable par ses asques de type archéascé (GALINOU et CHADEFAUD, 1953), qui est sans doute relativement primitif et dont seraient issus la plupart des autres types d'asques (voir notamment CHADEFAUD, 1960 et 1965).

5) L'ASCOCARPE PÉRITHÉCIOÏDE DE QUELQUES PYRÉNOLICHENS.

Des ascocarpes du type périthécioïde ont été rencontrés chez le *Porina* sp., l'*Arthopyrenia conoidea* et l'*A. sublitoralis*.

Au point de vue de leur *développement*, ces trois espèces présentent plusieurs caractères communs : absence de l'appareil sus-hyménial carpocentral, développement de paraphyses vraies et d'une enveloppe secondaire.

Chez les deux *Arthopyrenia*, cette enveloppe secondaire est entourée d'une enveloppe thalline, bien formée chez l'*A. conoidea*, rudimentaire chez l'*A. sublitoralis*, qui par contre possède un involucre thallin. Nous avons comparé l'enveloppe thalline de ces Lichens à l'ascostroma des apothécies des Discomycètes-Discostromiens, que leurs ascocarpes rappellent d'autre part par l'absence d'appareil ostiole. L'enveloppe secondaire serait alors comparable au parathécium de ces apothécies, mais sans en avoir tous les caractères. De la sorte, l'ascocarpe de ces deux *Arthopyrenia* serait en réalité d'un type analogue à celui des apothécies discostromiennes anté-parathéciennes.

Concernant les asques, ces deux Lichens sont nettement du type *bituniqué-nassascé*. On serait donc conduit à les rapprocher des Discomycètes du même type, tels que les *Patellaria*.

Le *Porina* est différent, car : 1. son enveloppe secondaire est entourée d'une enveloppe primaire, non thalline ; 2. il a un appareil ostiole, à la façon de celui des périthèces typiques ; 3. dans ses asques, l'endoascus est pratiquement réduit à sa partie sommitale qui forme un dôme apical stratifié, comme dans les asques bituniqués les plus typiques, et il n'y a pas de nasse apicale. A l'état jeune, les asques du *Porina* se rattachent à un type pré-archéascé, probablement archaïque. D'autre part le primordium de ses ascocarpes est lenticulaire, ce qui rappelle les Discomycètes du type lenticulaire, qui sont les plus primitifs. Le Champignon de ce *Porina* aurait ainsi des ascocarpes et des asques de type archaïque, mais ses ascocarpes auraient évolué vers le type périthèce.

6) CONCLUSIONS.

Ainsi, les ascocarpes périthécioides que nous avons comparés entre eux à cause de leurs ressemblances morphologiques semblent également assez proches les uns des autres par leur ontogénie et leur organisation, puisque nous avons pu les rapprocher, plus ou moins exactement, des apothécies des types discostromien et anté-parathécien définis chez les Discomycètes les moins évolués. Il est probable cependant qu'ils ne sont pas directement apparentés entre eux, car leurs asques sont de types différents. Par contre ils semblent pouvoir être apparentés soit à des Pyrénomycètes véritables (ainsi les *Ostropales* et *Clavicipitales*), soit à des Discomycètes véritables (*Pertusaria* et *Lecanorales* notamment). Ils sont sans doute l'aboutissement, non d'une évolution unique, mais d'évolutions parallèles dans plusieurs lignées, issues sans doute cependant d'une même souche ancestrale.

B. — LES TYPES DE DEVELOPPEMENT DES PYRENOLICHENS.

La synthèse des conclusions partielles que nous avons cru pouvoir dégager de l'examen des différentes parties composant les périthèces des Pyrénolichens et de celui de leurs asques fait apparaître que les

Ascomycètes de ces Lichens présentent une relative homogénéité en ce qui concerne la structure de leurs asques, mais une grande diversité quant à l'ontogénie et la structure de leurs périthèces.

Par les modalités de leur développement, leur aspect, leur origine, voire leur nature, les formations composant l'ébauche périthéciale, puis le périthèce adulte des Pyrénolichens peuvent rappeler celles qui constituent l'ascocarpe dans les grands groupes d'Ascomycètes, mais leurs ressemblances avec celles-ci sont toujours incomplètes et limitées à un point particulier, de sorte que, *sauf exception, le périthèce des Pyrénolichens ne se rattache globalement à aucun des types d'ascocarpes définis jusqu'ici.*

D'après nos observations, l'interprétation que nous en avons donnée et les homologues que nous avons tenté d'établir, par comparaison avec les autres Ascomycètes, l'ensemble des Pyrénolichens jusqu'ici étudiés du point de vue ontogénique nous paraît pouvoir être divisé en trois groupes.

1 — Le premier groupe comprend deux espèces du genre ARTHOPYRENIA : l'*Arthopyrenia fallax* et l'*A. submicans* : les Champignons de ces Lichens sont des *Pyrénomycètes ascoloculaires* de l'ordre des Pléosporales et peut-être proches des Microthyriacées. Remarquons ici que ces Lichens ont un thalle moins bien structuré que celui des autres, et dont la structure indique un stade de lichénisation incomplète.

2. — Le deuxième groupe est celui des VERRUCARIACÉES. Leur fructification est un périthèce typique, avec col et appareil ostiolaire différenciés. En ce qui concerne leur ontogénie, l'une des espèces étudiées par DOPPELBAUR (1959) : le *Protobagiettoa parmigera* nous paraît particulièrement intéressante, parce que remarquablement synthétique et donc, peut-être, plus primitive que les autres. Elle est caractérisée à la fois par l'évolution de son carpocentre, qui se subdivise en trois parties superposées (appareils sous-hyménial, paraphysoïde et sus-hyménial), comme d'ailleurs celui du *Verrucaria confluens*, et par la possession d'une paroi périthéciale formée de deux enveloppes emboîtées : une enveloppe primaire, externe, et une enveloppe carpocentrale, interne.

Chez les autres espèces, l'évolution a produit, d'une part la suppression de la partie moyenne du carpocentre (= partie paraphysoïde), et d'autre part des modifications de la paroi. Celles-ci nous ont paru pouvoir se faire selon les schémas suivants :

— remplacement de l'enveloppe primaire par une enveloppe thalline ;

— remplacement de l'enveloppe carpocentrale par une enveloppe secondaire ;

— suppression de la partie externe de la paroi périthéciale. On a vu que les périthèces à double paroi nous paraissaient représenter le type le plus primitif (par comparaison avec ce que l'on sait de l'évolution du stroma chez les espèces non lichénisantes) mais qu'il ne nous semblait pas possible de déterminer la composition originelle de cette double paroi.

Quoi qu'il en soit de cette question, les périthèces des Verrucariacées rappellent ceux des *Ascomycètes ascoloculaires* par : 1. le développement de leur appareil sus-hyménial, qui produit des filaments basipètes (= filaments descendants), comparables à des pseudo-paraphyses ; 2. la formation interne de l'appareil ostiolaire, aux dépens du sommet du carpocentre ; 3. en général, l'absence de paraphyses vraies et d'une formation pariétale secondaire. Des paraphyses vraies sont toutefois présentes chez quelques espèces : *V. controversa*, *Thelidium immersum* et *Amphoridium calcisedum* et il y a une enveloppe secondaire chez le *V. cazzae*, le *V. dufourii*, l'*Amphoridium* et le *Staurothele meylanii*. Ces espèces s'apparentent ainsi au type *ascohyménial* ; leur appareil sus-hyménial peut d'ailleurs lui-même rappeler le cône sus-hyménial, garni de paraphyses secondaires et de périphyses, de certains Pyrénomycètes ascohyméniaux. Cependant, par leurs *asques*, du type bitunique-nassascé, toutes les Verrucariacées demeurent proches des Ascoloculaires.

Ainsi diverses Verrucariacées possèdent à la fois des caractères d'*Ascoloculaires* et d'*Ascohyméniaux*, ce qui confirme que ces types ne sont pas radicalement distincts, ou plus exactement que leurs caractères sont mélangés dans certains phylums, parce qu'ils ont évolué indépendamment les uns des autres. D'une façon plus précise, l'étude des Verrucariacées semble montrer que dans le type *ascohyménial* l'existence d'une formation secondaire, différenciée autour du carpocentre, est sans doute plus caractéristique que la présence de paraphyses vraies (qui est facultative, selon les espèces, chez les Ascohyméniaux typiques) ou l'absence de pseudo-paraphyses (car ces dernières ne sont peut-être pas très différentes des paraphyses secondaires extra-hyméniales de divers Ascohyméniaux). D'autre part la structure des *asques* est sans doute aussi très significative : chez les Ascohyméniaux typiques, ils sont du type unitunique-annellascé, et chez les Ascoloculaires du type bitunique-nassascé. Mais il existe des Ascohyméniaux encore bituniqués, bien qu'annellascés, et les deux types fondamentaux, nassascé et annellascé, se rattachent ancestralement à des types archéascés et pré-archéascés. La question est donc complexe, et notre connaissance des asques des Verrucariacées est encore trop incomplète pour qu'on puisse la discuter à leur sujet.

Rappelons ici que des périthèces intermédiaires entre les types ascoloculaire et ascohyménial ont été décrits chez les *Nectriales* par STRIKMANN et CHADEFAUD (1961), puis, de façon plus complète, par PARGUEY-LEDUC (1966-67) : chez ces Champignons, les caractères intermédiaires sont relatifs, les uns à l'ontogénie des périthèces (du type ascoloculaire, mais avec, chez certaines espèces, des caractères rappelant le type ascohyménial) et les autres à la structure des asques (du type bitunique-nassascé chez certaines Nectriales, qui sont en fait des Pléosporales nectrioides, du type unitunique, avec ou sans anneau apical, chez les autres).

3. — Les AUTRES PYRÉNOLICHENS étudiés constituent le *troisième groupe*, caractérisé par une relative diversité morphologique et ontogénique.

Par leur ontogénie, ils rappellent, plus ou moins selon les espèces, les Discomycètes les moins évolués, c'est-à-dire les Discostromiens, Lenticulaires ou non. Mais contrairement à ceux-ci ils ne sont pas du type unitunique-annellascé ; ils se rattachent au type bitunique-nassascé, ou à un type plus archaïque, pré-archéascé. Cela peut s'expliquer en admettant : 1. que ce sont des Discomycètes à ascocarpes devenus périthécioïdes ; 2. qu'on doit distinguer, parmi les formes non lichénisantes, des Discomycètes de deux sortes, phylogénétiquement distinctes, l'une bituniquee-nassascée (*Patellaria*, etc.), l'autre unituniquee-annellascée (la plupart des espèces) ; 3. que les Pyrénomycètes ici en question sont apparentés aux Discomycètes bituniqués-nassascés, lichénisants ou non, et à ceux-ci seulement, ou même à des Discomycètes pré-archéascés, plus archaïques ; 4. que de la sorte ils sont à la fois bituniqués-nassascés et pré-archéascés et cependant ascohyméniaux, justement comme ces Discomycètes.

Le *Dermatocarpon miniatum* a des périthèces morphologiquement typiques, pourvus d'une paroi simple, formée par l'enveloppe secondaire ; par ce caractère il semble relativement évolué par rapport à l'ensemble des Pyrénolichens. Son ontogénie, et notamment l'existence d'une enveloppe secondaire et d'un appareil ostiolaire produit par cette enveloppe, l'apparentent plus précisément que les Verrucariacées au type *ascohyménial*. Toutefois ses asques sont encore du type bitunique-nassascé. C'est donc un *Ascohyménial bitunique*, qu'on peut rapprocher des Discomycètes bituniqués, malgré la morphologie de ses ascocarpes.

Les quatre autres espèces : *Pyrenula nitida*, *Porina* sp., *Arthopyrenia conoidea* et *A. sublitoralis*, se rapprochent plus nettement encore des Discomycètes bituniqués ou archéascés.

Chez les deux dernières, l'ascocarpe n'est que périthécioïde, sans appareil ostiolaire. Par l'existence d'une enveloppe secondaire comparable à un appareil parathécial, mais avec une organisation différente, il fait penser aux apothécies anté-parathéciennes.

L'analogie de cette enveloppe avec un manchon parathécial est nette surtout chez le *Pyrenula nitida*, qui est donc sans doute un peu plus évolué et en tout cas plus proche des Discomycètes lichénisants bituniqués (Lécanorales bituniquees, telles que les *Nephroma*). Malgré cela, cet ascocarpe est, par son aspect, nettement un *périthèce*.

Le *Porina* diffère des deux *Arthopyrenia* et du *Pyrenula* par l'existence d'une enveloppe primaire au lieu d'une enveloppe thalline, et la forme lenticulaire de ses primordiums. Ce dernier caractère le rapproche des Discomycètes lenticulaires, qui sont les plus primitifs, mais il possède cependant un appareil ostiolaire. D'autre part ses asques qui sont d'abord d'un type pré-archéascé, sans doute primitif, sont caractérisés par la réduction de l'endoascus au dôme apical.

Ainsi chez les Pyrénolichens de ce troisième groupe, l'acquisition d'un type ontogénique anté-parathécien n'est pas allée de pair avec celle d'une morphologie réellement périthéciale ou seulement périthécioïde. Même chez le *Porina*, une telle morphologie n'a pas été complètement acquise.

Par ailleurs, le regroupement des cinq Pyrénolichens de ce troisième groupe appelle quelques réserves, car le développement de leur enveloppe secondaire varie selon les espèces. Comme on l'a déjà vu, trois cas ont été rencontrés :

1) *enveloppe secondaire à développement exclusivement basipète*, comme chez les Verrucariacées (à périthèces typiques) où cette enveloppe existe : c'est le cas des *Arthopyrenia conoidea* et *sublitoralis*, à ascocarpes seulement périthécioïdes ;

2) *enveloppe secondaire à développement à la fois basipète et acropète* ; ce cas est celui du *Dermatocarpon miniatum* (à périthèces typiques) et du *Porina* sp. (à fructifications seulement périthécioïdes) ;

3) *enveloppe secondaire à développement exclusivement acropète* : cas du *Pyrenula nitida* (à périthèces typiques) et des *Lichina* (que nous considérons comme des Discolichens à fructifications périthécioïdes).

L'existence de ces trois modes de développement de l'enveloppe secondaire doit peut-être conduire à distinguer parmi les Pyrénolichens non rattachés aux Verrucariacées *trois séries* qui comportent, chacune, des formes à périthèces typiques et des formes à ascocarpes seulement périthécioïdes. Ces séries pourraient comporter aussi des espèces à *apothécies* typiques, mais toutefois *bituniquées*, parmi lesquelles il y aurait : 1. des *Discomycètes peu évolués* qui, pourvus seulement d'un manchon parathécioïde à développement basipète, se rattacheraient à la première série ; 2. des *Discomycètes plus évolués*, à manchon parathécioïde basipète surmonté d'un appareil parathécial se développant vers le haut, rattachables à la deuxième série ; 3. enfin des *Lécanorales*, à appareil parathécial acropète, qui se rattacheraient à la troisième. De plus, dans chaque groupe les formations secondaires présentent des caractéristiques particulières. Précisons que ces considérations n'impliquent pas l'existence d'une *filiation* entre les trois types morphologiques d'ascocarpes, qui seraient alors dérivés les uns des autres ; on peut penser aussi qu'ils sont le résultat d'évolutions parallèles dans chacune des séries.

Par ailleurs, nous avons évoqué à plusieurs reprises les relations possibles entre les espèces des trois séries distinguées ci-dessus. Ces séries ne doivent donc pas être indépendantes les unes des autres, mais plutôt dériver d'une *souche commune*. Elles représentent *trois variantes du type ascohyménial*.

D'autre part, ces trois variantes nous ont paru exister aussi chez les Discomycètes, lichénisants ou non, mais avec des caractères particuliers. Cela souligne l'existence d'une *parenté probable entre les Pyrénolichens et certains Discomycètes*.

D'une façon plus précise, cette parenté semble surtout nette entre des Discomycètes pourvus d'un appareil parathécial et les Pyrénolichens de notre *troisième groupe*, dont l'enveloppe secondaire rappelle un tel appareil. Mais il faut ici remarquer que ces Pyrénolichens, comme d'ailleurs les autres, sont bituniqués-nassascés, tandis que les Discomycètes, lichénisants et non lichénisants, ont des asques de types variés et sont pré-archéascés, archéascés, nassascés ou annel-

lascés. Cela tient sans doute à un important polyphylétisme des Discomycètes, avec évolution différente des asques dans les divers phylums, et conduit à penser que les Pyrénolichens ici envisagés sont apparentés seulement aux Discomycètes bituniqués-nassascés.

Cela dit, le type *ascohyménial* des *Pyrénomycètes ascohyméniaux non lichénisants* doit être lui aussi envisagé. Pour cela, on peut comparer l'*ascothécie* de ces *Pyrénomycètes* (cf. CHADEFAUD, 1960) à l'enveloppe secondaire des Pyrénolichens. On arrive ainsi à situer leur type *entre ceux de nos deuxième et troisième séries*, car cette ascothécie a un développement presque exclusivement *acropète*. Seulement cette ascothécie a un développement très précoce et une importance prédominante au cours de l'ontogénie des périthèces. De plus, par leurs asques, les *Pyrénomycètes ascohyméniaux* se rattachent au type *annellascé*, non au type *nassascé*, et cela même lorsqu'ils sont encore bituniqués, la plupart étant d'ailleurs unituniqués. Cette remarque paraît indiquer l'*absence d'une proche parenté entre les Pyrénolichens et les Pyrénomycètes non lichénisants ascohyméniaux*, malgré certaines analogies ontogéniques.

En définitive, les Champignons des Pyrénolichens paraissent constituer un *groupe hétérogène*. Par leurs *asques*, tous sont du type bituniqué-nassascé, à la façon des *Pyrénomycètes ascoloculaires* « *Dothidéens* » et des *Discomycètes* « *Patellariens* », ou bien d'un type plus archaïque, tel que celui du *Porina*, qui est pré-archéascé. Ils ne peuvent donc sans doute être apparentés qu'à ces *Pyrénomycètes* et à ces *Discomycètes*, et non aux *Pyrénomycètes* et *Discomycètes* du type *annellascé*. Par leurs *ascocarpes* : 1. les *Arthopyrenia fallax* et *submicans* sont des *Ascoloculaires bituniqués*, proches des *Pyrénomycètes* « *Dothidéens* » ; 2. les *Verrucariacées*, bien qu'encore apparentées aux *Ascoloculaires*, ont évolué vers le type *ascohyménial* ; 3. le *Dermatocarpon miniatum*, le *Pyrenula nitida*, le *Porina* et les *Arthopyrenia conoidea* et *sublitoralis* semblent apparentés aux *Discomycètes bituniqués les moins évolués*.

Ces conclusions sont en accord avec l'ordre d'idées selon lesquelles les *Ascomycètes* forment un ensemble polyphylétique, avec possibilité de *Discomycètes* et de *Pyrénomycètes* apparentés dans chacun des ensembles phylétiques, et archaïsme probable des *Discomycètes primitifs* par rapport aux *Pyrénomycètes*, et selon lesquelles aussi on doit accorder une importance primordiale aux asques et à leur appareil apical pour juger des parentés entre phylums.

SUMMARY

The development and structure of the ascocarp and the asci are studied for the following species : *Arthopyrenia fallax* (Nyl.) Arn. *Arthopyrenia submicans* Arn., *Verrucaria controversa* Mass., *Verrucaria confluens* Mass., *Verrucaria cazzae* Zahlbr., *Pyrenula nitida* (Weig.) Ach., *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann, *Porina* sp., *Arthopyrenia conoidea* (Fr.) Zahlbr. et *Arthopyrenia sublitoralis* (Leight.) Arn.

From this study, it appears that the mycobionts of these Pyrenolichens all have bitunicate asci (with, as a general rule, a « nasse apicale » in the apical apparatus), but that many variations can be noted in the development and the structure of their perithecia.

Numerous formations take part in that development, and they are not the same in all the species. Several of them are comparable to those which have been described in the ascocarp of the major groups of Ascomycetes, but the perithecium in the Pyrenolichens cannot be connected to any type of development distinguished before.

The Pyrenolichens studied here (and some others studied by other authors from the same point of view) can be divided into three groups :

1. — The first group is composed of two species : *Arthopyrenia fallax* and *A. submicans*. The mycobionts of these Lichens are ascolocular Pyrenomycetes because of the structure of the sketch, the way the perithecial cavity is formed and its organisation and the structure of the asci. They belong in the order Pleosporales and are perhaps related to Microthyriaceae.

2. — The second group is formed by the Verrucariaceae. Their fructification is typical perithecium (with a neck and an ostiolar apparatus). Several kinds of elements which are specific to the ascolocular type take part in its formation. However some species also show formations which are typically present in the ascohymenial-type, so that species of Verrucariaceae seem to have evolved to the second type.

3. — The other Pyrenomycetes studied (*Dermatocarpon miniatum*, *Pyrenula nitida*, *Porina* sp., *Arthopyrenia conoidea* et *A. sublitoralis*) are placed in a third group. The morphology and the development of the ascocarp vary according to species.

The ascocarp may be a typical perithecium or simply an ostioled ascocarp (without a neck and an ostiolar apparatus). It can be related through all five species to the ascohymenial-type by the way it develops, and, more precisely, to that of the inoperculate Discomycetes.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD (G.), 1918. — Les Astérinées. Thèse de Doctorat, Paris, 228 p.
- BACHMANN (F.M.), 1912. — A new type of spermogonium and fertilization in *Collema*. — *Ann. of Bot.*, **26**, 747-769.
- BAUR (E.), 1898. — Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. — *Ber. der Deutsch. bot. Ges.*, **16**, 363-367.
- 1901. — Ueber Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. — *Flora*, **88**, 319-332.
- 1904. — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. — *Bot. Zeit.*, **62**, 21-44.
- BELLEMÈRE (A.), 1967. — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes inoperculés. — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **83**, 393-640 et 753-931.
- BESSEY (C.E.), 1907. — A synopsis of Plant Phyla. — *Nebraska Univ. Stud.*, **7**, Lincoln, Nebraska.
- CHADEFAUD (M.), 1942. — (1) Etudes d'asques. II. Structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Disco- et Pyrénomycètes. — *Rev. de Mycol.*, **7**, 57-88.
- 1953. — Le cycle et les sporophytes des Ascomycètes. — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **69**, 199-219.
- 1960. — Traité de Botanique systématique, t. I. Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). 1 vol., 1018 p., Masson éd., Paris.
- 1965. — Sur le *Coryneum Kunzei* Corda et les organes reproducteurs des Ascomycètes (conidiocarpes et ascocarpes). — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **81**, 120-164.
- 1969. — Une interprétation de la paroi des ascospores septées, notamment celles des *Aglaospora* et des *Pleospora*. — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **85**, 145-157.
- CHADEFAUD (M.), LETROUT-GALINOU (M.A.) et FAVRE (M.C.), 1963. — Sur l'évolution des asques et du type archaeascé chez les Discomycètes de l'ordre des Lécanales. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **257**, 4003-4005.
- CHADEFAUD (M.), PARGUEY-LEDUC (A.) et BOUDIN (M.), 1966. — Sur les périthèces et les asques du *Preussia multispora* (Saito et Minoura) Cain et sur la position systématique du genre *Preussia*. — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **82**, 93-122.
- CHADEFAUD (M.) et AVELLANAS (L.), 1967. — Remarques sur l'ontogénie et la structure des périthèces des *Chaetomium*. Travaux de Biologie végétale dédiés au Professeur P. DANGEARD. — *Le Botaniciste*, série L, 59-87.
- CHADEFAUD (M.), LETROUT-GALINOU (M.A.) et JANEX-FAVRE (M.C.), 1967. — Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des Lichens. — *Soc. Bot. Fr., Colloque sur les Lichens*, 79-111.
- CLEMENTS (F.E.), 1909. — The genera of Fungi. Minneapolis.
- CLEMENTS (F.E.) et SHEAR (C.L.) 1931. — The genera of Fungi. New-York.

(1) Pour la bibliographie détaillée des travaux sur l'appareil apical des asques voir CHADEFAUD, 1960.

- DOGUET (G.), 1955. — Etude du développement du *Chaetocerotostoma longirostre* Farrow. — *Rev. de Myc.*, **20**, 132-143.
- 1956. — Morphologie et organogénie du *Neocomospora vasinfecta* E.F. Smith et du *N. africana* von Arx. — *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. XI, 353-370.
- 1960. — Morphologie, organogénie et évolution nucléaire de l'*Epichloe typhina*. La place des Clavicipitaceae dans la classification. — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **76**, 171-203.
- DOIDGE (E.M.), 1920. — South African Microthyriaceae. — *Trans. R. Soc. South Africa*, **8**, 235-282.
- DOPPELBAUR (H.W.), 1959. — Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger endolitischen pyrenocarpen Flechten. — *Planta*, **53**, 246-292.
- 1960. — Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann — *Nova Hedwigia*, **2**, 279-286.
- FINK (B.), 1915. — The Ascomycetes of Ohio I. — *Ohio State Univ. Bull.*, **19**, p. 28.
- 1935. — The Lichen Flora of the United States. Ann Arbor, Michigan.
- FUISTING (W.), 1868. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. — *Bot. Zeit.*, **26**, 641-647.
- GALINOÛ (M.A.), 1956. — Sur la structure de l'appareil apical chez les Pyrénolichens des g. *Laurera* et *Trypethelium*. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **243**, 1146-1149.
- GALINOÛ (M.A.) et CHADEFAUD (M.), 1953. — Sur l'asque des Lichens du g. *Perusaria* et son importance phylogénétique. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **237**, 1178-1180.
- HALE (M.E.), 1961. — Lichen Handbook. Smithsonian Institution, Washington, 178 p.
- HARMAND (J.), 1905. — Catalogue descriptif des Lichens observés dans la Lorraine. — Berger-Levrault éd., Nancy, 513 p.
- HÉAU (E.), 1968. — Recherches sur l'ontogénie de deux Chactomiacées. Diplôme d'Etudes Supérieures, Paris (inédit).
- HOEHNEL (F. von), 1918. — Mykologische Fragmente. Nrn. 191-290. Ueber *Lep-tosphaeria personata* Niessl. — *Ann. Myc.*, **16**, 35-174.
- HUE (A.M.), 1901. — Lichenes extra-europaei. Masson éd., Paris, 146 p.
- JANEX-FAVRE (M.C.), 1964. — Sur les ascocarpes, les asques et la position systématique des Lichens du genre *Graphis*. — *Rev. Bryol. et Lichén.*, **33**, 245-281.
- 1965. — Sur l'ontogénie du périthèce chez le Pyrénolichen *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann — *C. R. Acad. Sc. Paris*,
- 1966. — Sur l'ontogénie et l'organisation des périthèces du *Verrucaria cazzae* Zahlbr. et l'évolution des périthèces des Verrucariacées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113**, 474-491.
- 1967. — L'ontogénie et l'organisation des ascocarpes des *Lichina*, et la position systématique de ces Lichens. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **114**, 145-162.
- 1968. — L'ontogénèse des ascocarpes et la position systématique du mycobionte du Lichen *Arthopyrenia fallax* (Nyl.). — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **115**, 359-368.
- 1969. — Sur le développement et la structure des ascocarpes du Pyrénolichen *Pyrenula nitida* (Schr.) Ach. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **116**, 409-423.
- 1970. — L'ontogénèse des ascocarpes et la position systématique du mycobionte du Lichen *Arthopyrenia submicans* (Arn.). — *Bull. Soc. Myc. Fr.*, **86**, 281-286.

- 1970. — Sur le développement et la structure des ascocarpes et la position systématique du Lichen pyrénocarpe *Arthopyrenia conoidea* (Fr.) Zahlbr. — *Rev. Bryol. et Lichén.*, **37**, 163-182.
- KEISSLER (K. von), 1938. — Pyrenulaceae in RABENHORST's Kryptogamen Flora, **9**, Leipzig.
- LETROUIT-GALINOU (M.A.), 1966. — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées de quelques Discolichens. — *Rev. Bryol. et Lichén.*, **34**, 413-588.
- LUTTRELL (E.S.), 1944. — The morphology of *Myiocopron smilacis* (de Not.) Sacc. — *Amer. J. of Bot.*, **31**, 640-649.
- 1948. — The morphology of *Ellisiodothis inquinans* (E. et E.) Theiss. — *Amer. J. of Bot.*, **35**, 57-64.
- 1951. — The morphology of *Dothidea collecta*. — *Amer. J. of Bot.*, **38**, 460-471.
- MAGNE (F.), 1946. — Anatomie et morphologie comparée des asques de quelques Lichens. — *Rev. Bryol. et Lichén.*, **15**, 203-209.
- MOREAU (F. et Mme), 1932. — Recherches sur les Lichens du g. *Dermatocarpon*. — *Rev. gén. Bot.*, **44**, 305-315.
- 1950. — Etude du développement du *Triangularia bambusae* (van Beyma) Boedijn. — *Rev. de Mycol.*, **15**, 146-158.
- MORGAN-JONES (G.) et SWINSCOW (T.D.V.), 1965. — On the genus *Microglæna* Korb. — *The Lichenologist*, **3**, 42-54.
- NANNFELDT (J.A.), 1932. — Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten, inoperculaten Discomyceten. — *Nova. Acta Reg. Soc. Sc. Upsal.*, **8**, 1-368.
- OZENDA (P.) et CLAUZADE (G.), 1970. — Les Lichens, étude biologique et flore illustrée, Masson éd., Paris, 801 p.
- PARGUEY-LEDUC (A.), 1966-67. — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. — *Ann. Sc. nat. Bot.*, 12^e série, **7**, 505-690 et **8**, 1-110.
- 1967 et 1970. — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. — *Rev. de Mycol.*, **32**, 57-68 ; **32**, 259-277 ; **32**, 369-407 ; **35**, 90-129.
- PERREAU (J.), 1967. — Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. — *Ann. Sc. nat., Bot.*, **8**, 639-745.
- RICHARDSON (D.H.S.) et MORGAN-JONES (G.), 1964. — Studies on Lichen Asci, I. The bitunicate type. — *The Lichenologist*, **2**, 205-224.
- SANTESSON (R.), 1950. — The new systematics of lichenised Fungi. — *Proc. of the 7th. bot. Congress*, Stockholm, 809-810.
- 1952. — Follicolous Lichens. — *Symb. bot. upsal.*, **12**, 1-590.
- SCHWENDENER (S.) 1867. — Ueber die Natur der Flechten. — *Verh. schweiz. naturf. Ges. Rheinfelden*.
- SERVIT (M.), 1954. — Lichenes familiae Verrucariacearum, Prague, 250 p.
- SMITH (A.L.), 1921. — A handbook of the British Lichens, London, 158 p.
- STAHL (E.), 1877. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Leipzig, I : 55 p. et II : 32 p.
- STEVENS (R.B.), 1941. — Morphology and ontogeny of *Dermatocarpon aquaticum*. — *Amer. J. of Bot.*, **28**, 59-69.

- STRIKMANN (E.) et CHADEFAUD (M.), 1961. — Recherches sur les asques et les périthèces des *Nectria*, et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes. — *Rev. gén. Bot.*, **68**, 725-770.
- SWINSCOW (T.D.V.), 1966. — Lichens with bitunicate asci. — *Nature*, **210**, 852-853.
- THEISSEN (F.), 1913. — Zur Revision der G. *Microthyrium* und *Seynesia*. *Oester. bot. Zeitschrift.*, **63**, 121-131.
- THEISSEN (F.) et SYDOW (H.), 1917. — Synoptische Tafeln. — *Ann. Mycol.*, **15**, 389-491.
- VAINIO (E.A.), 1890. — Etude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brésil. — *Acta Soc. fauna fl. fenn.*, **7**, Helsingfors.
- VEZDA (A.), 1968. — Taxonomische Revision der Gattung *Thelopsis* Nyl. (Lichenisierte Fungi). — *Folia geobot. et phytotax.*, Prague, **3**, 363-406.
- WATSON (W.), 1929. — The classification of Lichens. — *New Phytol.*, **28**, nos. 1 et 2.
- ZAHLEBRUCKNER (A.), 1907. — Lichens, B. Spezieller teil in EUGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I : 1, Engelmann, Leipzig.

Académie de Paris

UNIVERSITE de PARIS VI

II, Quai Saint Bernard - Paris 5

SERVICE DE LA SCOLARITE

Bureau des Enseignements du 3^e Cycle

tél. 336.25.25 et 325.12.21

PERMIS D'IMPRIMER

DOCTORAT : d. E. T. A. T.

THESE DE : ES. - SCIENCES NATURELLES.

NOM : JANEX, née FAVRE

Prénoms : Marie-Claude.

né le 12 MAI 1942 à SAINT MARCELLIN

Dép^t : ISERE

1^{re} THESE : " RECHERCHES SUR L'ONTOGENIE, L'ORGANISATION
ET LES ASQUES DE QUELQUES PYRENOLICHENS. "

2^e THESE (Propositions faites par l'Université) :



Vu et Approuvé

PARIS, le 2. JUIN 1971.

Le Président

de l'Université de PARIS VI

ACHEVÉ D'IMPRIMER
LE 4 MAI 1971
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE JOLIBOIS
55 - BAR-LE-DUC

